Anat.
521 R
Fick

<36624689790013

<36624689790013

Bayer. Staatsbibliothek

COMPENDIUM

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

VON

DR. ADOLF FICK

O. Ö. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT IN WÜRZBURG.

NEBST EINER DARSTELLUNG

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

VON

DR. OSKAR SCHULTZE

PROSECTOR UND PRIVATDOCENT AN DER UNIVERSITÄT IN WÜRZBURG.

VIERTE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 76 HOLZSCHNITTEN.

WIEN, 1891.

WILHELM BRAUMÜLLER

K. u. K. HOF- UND UNIVERSITÄTSBUCHHÄNDLER.

G. n. 12114

BAYERISCHE
STAATS-
BIBLIOTHEK
MÜNCHEN

Vorwort.

Bei Bearbeitung dieser neuen Auflage habe ich wie bei den früheren als Ziel vor Augen gehabt, in möglichst zusammenhängender und möglichst deduktiv dogmatischer Darstellung ein Bild vom leiblichen Leben des Menschen zu geben. Ich habe daher gar nicht danach gestrebt, in einiger Vollständigkeit alle Untersuchungen zu bringen, welche von Physiologen am Froschherzen, an Nervmuskelpräparaten etc. angestellt sind. Mögen dieselben an sich noch so interessant und wichtig für die wissenschaftliche Erkenntniss des organischen Lebens sein, so habe ich sie doch nicht in den Bereich der Darstellung gezogen, wenn sie nicht auf das Geschehen im menschlichen Körper Licht werfen. Gänzlich habe ich im Interesse des Zweckes vermieden auf die Methoden der Untersuchung, auf Beschreibung und Abbildung verwickelter Apparate einzugehen. Mir scheint, das Verständniss dieser Dinge kann dem Anfänger nur vermittelt werden durch eigene Anschauung, nicht aber durch eine Beschreibung in einem kleinen Lehrbuche, die immer nur sehr kurz ausfallen kann. Am allerwenigsten bin ich auf Controversen kritisch eingegangen. Zu einem selbständigen Urtheil kann der Anfänger durch solches Eingehen in einem kleinen Lehrbuche doch nicht gelangen. Grossen Werth habe ich dagegen gelegt auf allgemeine Betrachtungen, durch die gezeigt wird, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, wenn der Zweck eines Organes erreicht werden soll. Ferner wird der aufmerksame Leser bemerken, dass ich, wo es möglich ist, versucht habe, die physiologischen Lehrsätze zu folgern aus grossen am lebenden Menschen augenfälligen Erscheinungen. Solchen Beweisen habe ich immer vor denen durch künstliche vivisektorische Versuche den Vorzug gegeben. Im Ganzen ging mein Streben dahin, nicht Memoranda, sondern ein „lesbares Buch“ zu schreiben.

Was das Verhältniss dieser neuen zur vorhergehenden Auflage betrifft, so sind selbstverständlich vor Allem die wichtigen neugefundenen Thatsachen in den Text verwebt worden. Einige Ab-

schnitte aber, namentlich der über die Funktionen des centralen Nervensystems und die Dioptrik des Auges, haben eine fast vollständige Umarbeitung erfahren, welche bei der Dioptrik wesentlich in Vereinfachung besteht. Der Abschnitt über die chemischen Bestandtheile des menschlichen Körpers ist ganz neu bearbeitet von meinem Sohne Dr. Rudolf Fick, z. Z. Assistent an der Anatomie in Würzburg.

An der neuen Bearbeitung des Abrisses der Entwickelungsgeschichte, war leider Prof. Stöhr durch seinen erst kürzlich übernommenen neuen Beruf verhindert. Ich habe aber im Einverständniss mit der Verlagshandlung in Dr. Oskar Schultze glücklicherweise einen der Aufgabe vollkommen gewachsenen Mitarbeiter gefunden.

INHALT.

Seite

Einleitung . 1

I. Theil. Die animalischen Thätigkeiten.

1. Abschnitt. Physiologie des Muskelgewebes.

1. Capitel. Ruhender und erregter Zustand des Muskels 11
2. Capitel. Die Reize des Muskels 20
3. Capitel. Die sogenannte Zuckung des Muskels 24
4. Capitel. Chemischer Process und Wärmeentwickelung im Muskel . 29

Anhang. Ueber einige andere contractilen Gebilde 37

2. Abschnitt. Verwendung der Muskelarbeit.

1. Capitel. Von den Knochenverbindungen 40

I. Allgemeines . 40
II. Symphysen . 42
III. Gelenke . 44

2. Capitel. Wirkung der Muskelspannung auf verbundene Knochen . . 54
3. Capitel. Einige besondere Bewegungsmechanismen 58

I. Stehen und Gehen 58
II. Stimme und Sprache 69

3. Abschnitt. Physiologie des Nervengewebes.

1. Capitel. Allgemeine Betrachtungen 84
2. Capitel. Die Reize der Nervenfaser 86
3. Capitel. Der Elektrotonus der Nervenfaser 89
4. Capitel. Leitung und Erregung in der Nervenfaser 93
5. Capitel. Vergleichung der sensiblen mit der motorischen Nervenfaser 98
6. Capitel. Chemischer Process in der Nervenfaser 99
7. Capitel. Ganglienzelle 101

Anhang. Ueber die elektromotorischen Eigenschaften des Muskel- und Nervengewebes 104

4. Abschnitt. Physiologie des Nervensystems.

1. Capitel, Allgemeine Betrachtungen über das Nervensystem . . . 110
2. Capitel. Vom Rückenmark 114
3. Capitel. Vom Hirn 125

Seite

5. Abschnitt. Physiologie der Sinne.
Einleitende Betrachtungen 139
1. Capitel. Tastsinn und Gemeingefühl 144
I. Allgemeines . 144
II. Drucksinn . 146
III. Temperatursinn 148
IV. Ortssinn . 150
V. Gemeingefühl . 153
2. Capitel. Geschmackssinn 154
3. Capitel. Geruchssinn 158
4. Capitel. Gehörssinn 161
5. Capitel. Gesichtssinn 176
I. Allgemeines . 176
II. Anatomische Voraussetzung 177
III. Intraokularer Druck 180
IV. Das schematische Auge 181
V. Accommodation des Auges 192
VI. Der normale Astigmatismus 203
VII. Kleine Unregelmässigkeiten der brechenden Medien 205
VIII. Lichtempfindung 210
IX. Zeitlicher Verlauf der Netzhauterregung 218
X. Das Sehen . 221
XI. Schutzorgane des Auges 236

II. Theil. Die vegetativen Thätigkeiten.

6. Abschnitt. Die Säfte und ihre Bewegung.
1. Capitel. Das Blut . 238
I. Allgemeines . 238
II. Die rothen Blutkörperchen 239
III. Die farblosen Blutkörperchen 242
IV. Das Blutplasma 244
V. Quantitative Zusammensetzung des Blutes 246
VI. Gase des Blutes 248
VII. Chemische Processe im Blute 251
2. Capitel. Lymphe . 253
3. Capitel. Bewegung des Blutes 256
I. Anatomische Einleitung 256
II. Beschreibung der Blutbewegung 258
III. Theorie eines Kreislaufes im Allgemeinen 264
IV. Anwendung der allgemeinen Grundsätze auf den Blutkreislauf . 266
V. Die Pulswelle im arteriellen System 270
VI. Venenklappen 276
4. Capitel. Lymphbewegung 277
5. Capitel. Abhängigkeit der Säftebewegung vom Nervensystem . . . 279
I. Allgemeine Betrachtungen 279
II. Herznerven . 281
III. Gefässnerven 287

Seite

7. Abschnitt. Athmung.

1. Capitel. Gasaustausch des Blutes mit der Lungenluft 296
2. Capitel. Mechanismus der Athembewegungen 298
3. Capitel. Innervation der Athmungsorgane 315

8. Abschnittt. Secretionen.

1. Capitel. Allgemeines 328
2. Capitel. Secretionen der Verdauungssäfte 331
I. Speicheldrüsen . 331
II. Magendrüsen . 336
III. Pankreas . 338
IV. Leber . 339
V. Die Milz und die Blutgefässdrüsen 349
VI. Darmdrüsen . 350
3. Capitel. Secretionen an die äussere Körperoberfläche 351
I. Schweissdrüsen 351
II. Hauttalgdrüsen 354
III. Milchdrüsen . 355
IV. Thränendrüsen 358
V. Niere . 359
VI. Absonderung der Keimstoffe 368
1. Männlicher Keimstoff 368
2. Weiblicher Keimstoff 371

9. Abschnitt. Blutneubildung.

1. Capitel. Nahrungsmittel 373
2. Capitel. Verdauung . 379
3. Capitel. Respiration 392

10. Abschnitt. Der Stoffwechsel und seine Effecte im Ganzen.

1. Capitel. Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben 397
2. Capitel. Thierische Wärme 405

Anhang.

Uebersicht der chemischen Bestandtheile des menschlichen Körpers . . 417

Entwickelungsgeschichte 454

EINLEITUNG.

Die Physiologie im weiteren Sinne des Wortes oder die „Biologie“ ist die Wissenschaft vom Leben. Man versteht unter Leben den Inbegriff der den sogenannten Organismen eigenthümlichen Bewegungserscheinungen. Jeder Organismus ist ein vollständig begrenzter Naturkörper, welcher einen Cyklus von Formveränderungen durchläuft. Von kleinen sich innerhalb enger Grenzen haltenden Abweichungen abgesehen, ist dieser Cyklus derselbe für eine mehr oder weniger grosse Anzahl von solchen Naturkörpern — für die sämmtlichen Individuen derselben „Species“ oder „Art“. Es ist für den Begriff des Organismus wesentlich, dass der Cyklus seiner Formveränderungen beginnt mit einer sehr einfachen und sehr wenig Raum einnehmenden Form, dem sogenannten „Keim“. In allen bis jetzt gut beobachteten Fällen ist dies kleine einfach gebaute Körperchen ein losgetrennter Theil eines anderen Organismus, und der aus dem Keim sich entwickelnde neue Organismus durchläuft — sofern seine Entwickelung nicht gestört wird — denselben Cyklus von Formen, welchen jener durchlaufen hat, wovon eben sein Keim ein losgetrennter Theil war. In den meisten Fällen ist der organische Keim nicht blos Theil von einem Organismus, sondern er ensteht erst durch das Zusammentreten losgetrennter Theile zweier Organismen — durch sogenannte „geschlechtliche Zeugung“ — und der aus dem Keim sich entwickelnde neue Organismus durchläuft dann denselben Cyklus von Formveränderungen, welchen der eine oder der andere der zum Keime beitragenden Organismen durchlaufen hat. Für die meisten organischen Arten haben übrigens diese beiden Formencyklen — der männliche und weibliche — grosse Aehnlichkeit.

Ob es auch organische Keime geben könne, die nicht Theilproducte von anderen schon bestehenden Organismen sind, ist eine noch offene Frage. Es ist die Frage nach der sogenannten „*generatio*

aequivoca.“ Mit diesem Ausdruck bezeichnet man nämlich den noch nie bestimmt beobachteten, aber von vielen Physiologen hypothetisch als möglich angenommenen Vorgang, bei welchem der Keim eines Organismus in einer homogenen Masse sich abgrenzte, ohne dass ein anderer Organismus vorhanden zu sein brauchte, von dem er sich als Theil ablöste. Eine Entscheidung dieser Frage soll hier nicht versucht werden; das kann aber wenigstens gesagt werden, das ganz sicher die Keime aller einigermassen verwickelt gebauten Organismen niemals durch generatio aequivoca entstehen.

Es ist ferner dem Begriffe des Organismus wesentlich, dass der bestimmte gesetzmässige Cyklus von Formenänderungen, welchen er durchläuft, ein Ende hat, — das Tod genannt wird. Nach diesem Ende gehen die einzelnen materiellen Theilchen, welche bis dahin den Organismus bildeten, ihre Wege, die nicht mehr nach dem Gesetz der betreffenden Art, sondern durch zufällige äussere Einwirkungen bald so, bald anders bestimmt werden.

Es wurde vorhin die allgemein bekannte Erfahrung ausgesprochen, dass ein neu entwickelter Organismus denselben Cyklus von Formen durchläuft, welchen der durchlaufen hat, von welchem der Keim ein Theil war, dass mit einem Worte der Tochterorganismus dem mütterlichen — der erzeugte dem erzeugenden gleicht. Bekanntlich und selbstverständlich gilt dies aber nicht mit mathematischer Strenge, wie denn überhaupt keine zwei Formen in der Natur vollkommen identisch sind. Beachtet man die überall möglichen kleinen Abweichungen des erzeugten Organismus vom erzeugenden, so entsteht die Frage: müssen sich vermöge eines wahrhaften Naturgesetzes diese Abänderungen, die oft gar nicht so klein sind, nothwendig innerhalb gewisser Grenzen halten? Mit anderen Worten: können diese Abänderungen nur um einen mittlern Zustand schwanken, so dass nach einer noch so grossen Reihe von Generationen die Abkömmlinge eines Organismus dem Stammvater sehr ähnlich sehen — mit ihm „von einer Art“ sind? Oder kann es sich vielleicht ereignen, dass in einer Reihe von Generationen die Abänderungen alle in einer Richtung stattfinden, so dass der Abkömmling zuletzt seinem Stammvater ganz unähnlich wird? Soweit bestimmte historische Ueberlieferung reicht, hat man nur ein Schwanken der Abweichungen in nicht gar weiten Grenzen um den mittlern Typus der Art beobachtet. Gleichwohl hat man guten Grund, anzunehmen, dass die zweite Alternative das Richtige trifft, dass in einer stetigen Kette von Zeugungen von einem Organismus ganz andersartige abstammen können. Bei einer allmählichen Abänderung der Arten spielt höchst wahrscheinlich die sogenannte natürliche Züchtung die bedeutendste

Rolle. Das heisst, es haben besonders diejenigen Individuen einer Art Aussicht, sich im Kampfe ums Dasein zu behaupten und Nachkommenschaft zu hinterlassen, welche zufälligerweise mit nützlichen Abänderungen behaftet sind. Da nun zufällige kleine Abänderungen erfahrungsgemäss eine grosse Neigung haben sich zu vererben, so werden eben durch den Kampf ums Dasein im Laufe der aufeinanderfolgenden Generationen die nützlichen Abänderungen gesteigert werden. Es ist hier nicht der Ort, dieses nach seinem Begründer das Darwinische genannte Princip weiter zu erörtern, das heutzutage der Zoologie und Botanik neue Gestalt zu geben im Begriffe ist. Nur das mag noch hervorgehoben werden, dass aus ihm die sonst geheimnisvolle Zweckmässigkeit der organischen Formen einigermassen verständlich wird.

Dass jeder Organismus beim Durchlaufen seines specifischen Formencyklus klein anfängt und später grösser wird, dass ferner, im Allgemeinen wenigstens, aus einem Organismus durch Ablösung von Keimen eine unbegrenzte Anzahl von gleichartigen Organismen wird, deren Gesammtmasse die Masse des ursprünglichen Keimes ins Unbegrenzte übertrifft, lässt eine fernere ganz allgemeine Grundeigenschaft der Organismen erkennen. Sie müssen nämlich offenbar die Fähigkeit haben, fremde Stoffe sich einzuverleiben und derart anzueignen, dass sie specifische Bestandtheile des Organismus werden. Hierbei werden im Allgemeinen chemische Umsetzungen unentbehrlich sein, da der Organismus niemals alle diejenigen Stoffe, welche zu seinem Aufbau gehören, genau als solche in der Umgebung vorfindet.

In den vorstehenden Erörterungen dürfte eine vollständige logische Umgrenzung des Gebietes der Organismen enthalten sein.

Es zerfallen nun bekanntlich die sämmtlichen in dieses Gebiet gehörigen Naturkörper in zwei grosse Gruppen: die Thiere und Pflanzen. Eine Abgrenzung zwischen ihnen ist ohne tiefeingehende Untersuchung nicht möglich und selbst dann nicht in aller Strenge, vielleicht ist sogar eine scharfe Grenze in der Natur nicht gegeben. Diese Abgrenzung braucht übrigens hier auch gar nicht versucht zu werden, denn die Physiologie im engeren Sinne des Wortes, insbesondere wenn sie, wie hier, wesentlich als Hilfswissenschaft der Medicin behandelt werden soll, hat es nur mit einem einzigen Organismus, nämlich mit dem des Menschen zu thun. Allerdings ist die Physiologie des Menschen, da sich der menschliche Körper nur in sehr beschränktem Maasse dem Experiment darbietet, darauf angewiesen, als Untersuchungsobject vielfach andere Thiere zu verwenden. Aber man wählt dazu doch nur nahe verwandte, den sogenannten höheren Thierclassen angehörige Geschöpfe aus, die wenigstens in den jeweilig

1*

betrachteten Beziehungen sich dem menschlichen Körper ähnlich verhalten, um eben die gefundenen Sätze mit grosser Wahrscheinlichkeit auf den Menschen anwenden zu können.

An allen den höheren Thierclassen angehörigen Organismen und am menschlichen insbesondere bemerkt man leicht, dass bei dem Ablauf des specifischen Cyklus von Formänderungen eine Form, die sogenannte „erwachsene", sich verhältnissmässig lange in annähernd beharrlichem Zustande erhält. Die Lebenserscheinungen, welche der menschliche Körper in diesem Beharrungszustande zeigt, sind es nun, welche den eigentlichen Gegenstand der speciellen Physiologie des Menschen bilden. Sie nimmt nur gelegentlich auf vorhergehende und nachfolgende Zustände Rücksicht. Den Cyklus von Formänderungen, welchen der menschliche Körper von der Entstehung seines Keimes bis zu seiner vollen Ausbildung im erwachsenen Zustande durchläuft, beschreibt eine besondere Disciplin, die sogenannte Entwickelungsgeschichte. Die specielle Physiologie nimmt den erwachsenen Menschen als gegeben an.

Der oberflächlichste Blick auf ein erwachsenes Thier aus den höheren Classen zeigt, dass es aus Theilen zusammengesetzt ist, die sich durch chemische und physikalische Beschaffenheit von einander unterscheiden, worüber die descriptive Anatomie nähern Aufschluss giebt. Nimmt man nun aus dem Thierkörper ein Stück heraus, das dem blossen Auge keine Zusammensetzung mehr aus verschiedenen Theilen verräth, z. B. einen Tropfen Blut oder ein Stückchen Hirn, und untersucht es unter dem Mikroskop genauer, so zeigt sich, dass es doch keine homogene Masse ist. Es zeigt sich zusammengesetzt aus gleichartigen Formelementen, deren jedes selbst noch eine mehr oder weniger verwickelte Structur aufweist. Diese Formelemente sind bald Röhrchen, bald Fäserchen verschiedener Gestalt und Länge, bald Bläschen, bald blosse Klümpchen einer schleimigen Substanz von verschiedener Form und Grösse. Zieht man die Entwickelungsgeschichte zu Rathe, so ergiebt sich die überaus merkwürdige Thatsache, dass alle Gewebselemente eines Thierkörpers nur Modificationen ursprünglich gleichartiger Individualitäten sind, welche man „Zellen" genannt hat, ja noch mehr, dass sie ausnahmslos alle Abkömmlinge eines einzigen solchen Individuums der Keim- oder Eizelle sind. Leider ist es der Physiologie noch nicht möglich, von diesem fundamentalen Begriffe der Zelle eine ausreichende Definition zu geben. So viel lässt sich indessen sagen, dass auf die einzelne Zelle alle diejenigen Aussagen passen, welche weiter oben als wesentliche Merkmale des Organismus überhaupt hingestellt wurden. In der That, eine Zelle ist eine abgegrenzte Stoffmenge, welche einen typischen

Cyklus von Formänderungen durchläuft; sie vermag aus der Umgebung Stoffe zu assimiliren und zu ihrer Vergrösserung zu verwenden, und es können sich Theile von ihr abtrennen und ihrerseits zu ähnlichen Gebilden auswachsen. Der Name Zelle beruht auf einem als solchen längst erkannten Irrthum. Man glaubte nämlich früher, dass jeder Zelle wesentlich die Form eines Bläschens zukomme, bei dem eine feste Hülle von einem flüssigen Inhalt müsse zu unterscheiden sein. Man weiss jetzt, dass die meisten Zellen — vielleicht alle in einem gewissen Stadium ihrer Entwickelung — nichts Anderes sind als Klümpchen einer besonderen schleimigen Substanz, worin meist noch eine Stelle, der sogenannte Kern, unter dem Mikroskope sich auszeichnet. Offenbar ist weniger die Form als der Stoff für die Zelle charakteristisch. Es kann sogar ein und dieselbe Zelle im Verlaufe weniger Minuten sehr verschiedene Formen annehmen, sie kann bald kugelförmig, bald spindelförmig, bald sternförmig erscheinen Alle Zellen aber des Thier- sowohl als des Pflanzenreiches zeigen in ihrer chemischen Natur eine bedeutende Aehnlichkeit. In allen nämlich finden sich eiweissartige Stoffe und Salze, wahrscheinlich in allen auch noch Fette und Kohlehydrate. Das Gemenge dieser Stoffe, welches überall den wesentlichen Bestand der Zellen ausmacht, wird „Protoplasma“ genannt. Man hat freilich noch lange nicht Protoplasma, wenn man die aufgezählten Stoffe in dem richtigen Verhältnisse zusammenmengt. Wahrscheinlich sind diese Stoffe im Protoplasma in einer Art chemischer Verbindung, welche sich bei ihrer künstlichen Vermengung eben nicht ohne Weiteres bildet.

An die chemische Natur des Protoplasmas scheinen die Eigenschaften geknüpft, welche weiter oben als wesentliche Eigenschaften aller Organismen im Ganzen und soeben als die wesentlichen Eigenschaften der Zellen hingestellt wurden. Eben das Protoplasma scheint vermöge seiner Natur im Stande zu sein, geeignete Stoffe aus dem umgebenden Medium sich zu assimiliren, sie selbst in Protoplasma zu verwandeln, wobei die Masse wachsen kann. Die geeigneten Stoffe findet eine ganz für sich lebende Zelle, wie etwa ein Infusorium, in allgemein verbreiteten Flüssigkeiten. Eine Zelle, welche Theil eines verwickelten Organismus ist, findet diese Stoffe in den Flüssigkeiten, welche die Gewebe dieses Organismus durchtränken.

Ebenso scheint es an der chemischen Natur des Protoplasma zu liegen, dass ein abgegrenztes Klümpchen davon, wenn es durch Assimilation bis zu einer gewissen Grösse angewachsen ist, die Neigung hat sich zu theilen, welche beiden Theile dann wieder wachsen und sich theilen u. s. f. Manche Histiologen wollen bei der Fortpflanzung der Zellen dem sogenannten Kern, d. h. einer vom Protoplasma ver-

schiedenen Stoffmenge die eigentlich Anstoss gebende Wirkung zuschreiben. Andere Autoren wollen dagegen direct beobachtet haben, dass Protoplasmaklümpchen sich fortpflanzen, welche überall keinen Kern enthalten.

Ganz unbestritten beruht auf der Natur des Protoplasma eine Fähigkeit der Zellen und Organismen im Ganzen, welche namentlich im Leben der Thiere eine ganz hervorragende Rolle spielt. Ein Protoplasmaklümpchen kann nämlich unter Umständen, namentlich von gewissen äusseren Einwirkungen, sogenannten Reizen, getroffen, verhältnissmässig rasch verlaufende Formänderungen erleiden, und dabei äussere Hindernisse, welche sich diesen Formänderungen entgegenstellen, möglicherweise überwinden. Die Zelle kann also vermöge dieser Eigenschaft „mechanische Arbeit leisten". Wenn die Zellen für diesen Zweck besonders günstig gebaut und so gelagert sind, dass ihrer viele in einem Sinne arbeiten, so können jene erstaunlichen mechanischen Leistungen erzielt werden, welche wir unsere eigenen Muskeln verrichten sehen.

Unter den Zellen, welche den thierischen Leib zusammensetzen, haben viele auffallende Aehnlichkeit mit Protoplasmaklümpchen oder Zellen, welche wir als ganz selbstständige thierische Individuen in natürlichen Gewässern leben sehen. Es drängt sich uns daher eine Anschauungsweise von selbst auf, wonach der Leib eines höheren Thieres anzusehen ist gleichsam als eine Individualität höherer Ordnung, welche aus einer grossen Anzahl von eigentlichen Individuen zusammengesetzt ist in ähnlicher Weise, wie etwa eine Colonie von niederen Thieren, z. B. ein Polypenstock oder selbst ein Ameisenhaufen und Bienenschwarm. Es kann nicht als gegründeter Einwand hiergegen gelten, dass die Zellen eines Thier- oder Menschenleibes nicht ausserhalb desselben eine unbeschränkte Zeit fortleben können. Das Leben jeder thierischen Individualität ist an gewisse Bedingungen geknüpft, und zu den Lebensbedingungen der Zellen der höheren Thiere gehört es eben, dass sie mit gleichartigen Nachbarn in Wechselverkehr stehen. Ganz ebenso kann ja auch eine Ameise oder eine Biene vom Stocke getrennt nicht unbegrenzt weiter leben. So wie diese aber wenigstens eine Zeitlang isolirt fortleben kann, so können auch die meisten Gewebselemente der höheren Thiere vom Gesammtorganismus getrennt unter geeigneten Bedingungen noch eine Zeit lang die Erscheinungen zeigen und die specifischen Verrichtungen fortsetzen, welche ihnen im Zusammenhange des Thierleibes zukommen. Gerade hierauf allein beruht zum grossen Theile die Möglichkeit der experimentellen Erforschung des Lebens.

Bei allen Thieren von einigermassen verwickeltem Bau sind ge-

wisse von den sie zusammensetzenden Zellen durch fadenförmige Ausläufer in Verbindung, so dass das Protoplasma aller dieser Zellen eine stetig zusammenhängende Masse bildet. Diese Einrichtung hat eine sehr bemerkenswerthe Folge. Das Protoplasma scheint nämlich ganz allgemein die Eigenschaft zu haben, dass sich in ihm gewisse chemische Vorgänge, die an einem Orte durch äussere Anlässe — Reize — angeregt sind, fortpflanzen können, soweit der stetige Zusammenhang der Masse reicht. Ein Bild von dieser wichtigen Eigenschaft des Protoplasmas kann man sich an einer Masse von explosiver Substanz, etwa von Schiesspulver, machen. Da schreitet auch der an einer Stelle angeregte Verbrennungsprocess durch die ganze Masse rasch fort. Man sieht jetzt leicht ein, wenn in einem Thierleibe ein durch seine ganze Ausdehnung erstrecktes System von Zellen mit stetig zusammenhängendem Protoplasma vorhanden ist, so kann ein an einem Ende des Thierleibes ausgeübter Impuls, der hier jenen eigenthümlichen Vorgang in einer Zelle erregt, an einer entfernten Stelle am andern Ende des Thierleibes eine Wirkung auslösen, indem sich eben jener Vorgang durch die stetig zusammenhängenden Zellen dorthin fortpflanzt. Die zuletzt ausgelöste Wirkung kann insbesondere in einer mechanischen Arbeit bestehen, die, wie vorhin erwähnt, von manchen Zellen geleistet werden kann. Sie kann z. B. darin bestehen, dass der ganze Thierleib durch besonders hierzu geeignete Organe vom Platze geschafft wird — dem reizenden Impulse entflieht.

Man sieht, dass die in Rede stehende Einrichtung von fundamentaler Wichtigkeit ist, dass auf ihr das zweckmässige Benehmen des Thierleibes äusseren Einflüssen gegenüber beruht. Vermuthlich ist das Vorhandensein eines solchen zusammenhängenden Systems von Zellen wohl das eigentlich Wesentliche der thierischen Organisation im Gegensatze zur pflanzlichen. Beide Reiche bestehen aus Individualitäten — Zellen — welche in ihrem Wesen übereinstimmen. Bei den Pflanzen sind dieselben meist durch Einkapselung von einander isolirt und können also nur mittelbar auf einander einwirken, indem sie ihre Zersetzungsproducte durch Vermittelung von Diffusionsströmen austauschen. Bei den Thieren dagegen bildet ein Theil der Zellen eben jenes stetig zusammenhängende System, in welchem die einzelnen einander ihre inneren Zustände durch directe Fortpflanzung mittheilen können.

Das System zusammenhängender Zellen ist das, was man bei den höheren Thieren das Nervensystem mit seinen Annexen nennt.

Nach dem, was vorstehend von der Zusammensetzung des höheren Thierleibes aus ursprünglich gleichartigen Elementarorganismen —

aus Zellen — gesagt ist, wäre der eigentlich logische Gang einer Darstellung der Physiologie dieser: Es wäre zunächst die allgemeine Natur der Zelle zu entwickeln und dann zu erörtern, welche Modificationen diese Natur unter besonderen Lebensbedingungen erleidet. Dadurch würden sich ganz von selbst die Functionen der verschiedenen Gewebtheile, die ja eben sämmtlich modificirte Zellen sind, ergeben und ihr Zusammenwirken zum Leben des Gesammtorganismus würde ohne Weiteres verständlich sein.

Diesen Weg können wir aber nicht in Wirklichkeit betreten. Dazu ist die Lehre von der Zelle im Allgemeinen noch viel zu wenig erforscht. Die heutige Physiologie muss sich darauf beschränken, am ganzen Thiere oder an einzelnen seiner Organe meist ganz im Groben Beobachtungen und Experimente anzustellen, um die Gesetze zu finden, nach welchen sich die im Grossen resultirenden Lebenserscheinungen richten. In diesem Sinne soll auch hier die Physiologie dargestellt werden.

Eintheilung und Anordnung des Stoffes bleibt in gewissem Maasse der Willkür überlassen. Bei der unübersehbaren Verwickelung der Lebenserscheinungen und dem allseitigen Ineinandergreifen der Verrichtungen der verschiedenen Körpertheile ist es nämlich ganz unmöglich, den Missstand zu vermeiden, dass erst später zu Begründendes einstweilen als bekannt vorausgesetzt werden muss, man mag anfangen, mit welchem Theile man will. Es kann deswegen überhaupt keine Eintheilung des Stoffes ganz streng durchgeführt werden.

Um gleichwohl einen bestimmten Plan in unsere Darstellung zu bringen, wollen wir uns von folgender naturgemässen Betrachtung leiten lassen. Wenn wir ein höheres Thier oder einen Menschen ansehen, so fällt keine Lebensäusserung so sehr in die Augen als die sogenannten willkürlichen Bewegungen seiner Gliedmassen und seines Leibes überhaupt. Wenn man ihre Entstehung genau untersucht, so wird man bald gewahr, dass dazu das sogenannte „Muskelgewebe“ dient. Seine Eigenschaften und Verrichtungen sollen den ersten Gegenstand unserer Untersuchung bilden.

Dabei zeigt sich denn, dass die Bewegung der Muskeln im lebenden Körper regelmässig nur dann erfolgt, wenn in den mit den Muskeln verknüpften Nervenfasern ein gewisser molekularer Bewegungsvorgang stattfindet. Die Untersuchung der Muskelthätigkeit weist uns daher naturgemäss hin auf die Untersuchung der Nervenfaser.

Wenn wir alsdann weiter fragen, wie die Nervenfasern in jenen Zustand kommen, in welchem sie Kräfte auslösend auf die Muskeln wirken, so zeigt sich, dass dies im lebenden Thierkörper geschieht durch Einwirkung der Nervencentra, von welchen jene Nervenfasern

entspringen. Wir werden somit auf die Untersuchung der Nervencentra geführt.

Die molekulare Bewegung, welche, von den Nervencentren durch die „motorischen" Nervenfasern auf die Muskeln fortgepflanzt, hier die Kräfte auslöst, entsteht nun auch in den Nervencentren in der Regel nicht von selbst. Sie wird vielmehr hineingetragen durch eine besondere Gattung von Nervenfasern, welche an ihrem peripherischen Ende mit eigenthümlichen Apparaten verknüpft sind, in welchen äussere Einwirkungen jenen geheimnissvollen molekularen Bewegungsvorgang auslösen, der sich längs der Nervenfaser fortpflanzt. Diese Endapparate der „sensiblen" Nerven kann man Sinnesorgane im weiteren Sinne des Wortes nennen.

Die soeben aufgezählten Erscheinungen bilden eine stetig zusammenhängende Kette, welche der Zeitfolge nach regelmässig mit einer sensiblen Erregung durch äusseren Reiz anhebt und in einer auf die Aussenwelt wieder einwirkenden Muskelarbeit endet. Dazwischen liegt eine mehr oder weniger verwickelte Uebertragung des Vorganges im Nervencentrum. Da diese sämmtlichen Thätigkeiten sich in jenem System von stetig zusammenhängenden Zellen abspielen, welche wir oben als den eigentlich unterscheidenden Charakterzug der thierischen Organisation erkannt haben, so bezeichnet man dieselben als die „animalen" Thätigkeiten und stellt ihnen unter dem Namen der „vegetativen" eine zweite Gruppe von Thätigkeiten des Thierleibes gegenüber. Ihre Stellung im Organismus kann folgende Betrachtung vorläufig bezeichnen.

Bei der Untersuchung der animalen Verrichtungen zeigt sich, dass ihre Möglichkeit geknüpft ist an Verbrennung von Bestandtheilen des Nerven- und Muskelgewebes. Bei der Muskelarbeit ist dies auch ohne eingehende Untersuchung sofort ersichtlich, da die enormen Leistungen derselben ganz offenbar nur durch chemische Verwandtschaftskräfte hervorgebracht werden können — wie etwa die Leistungen einer Dampfmaschine oder eines elektrischen Motors. Soll nun trotzdem das Nerven- und Muskelgewebe — wie es wirklich der Fall ist — zu immer neuen und wieder neuen Leistungen befähigt sein, so muss es Veranstaltungen geben, vermöge deren die Producte der Verbrennung fortgeschafft werden und Ersatz des Verbrannten herbeigeschafft wird. Diese Veranstaltungen sind die sogenannten vegetativen Organe, mit denen das Nerven- und Muskelsystem im Körper des Menschen und der höheren Thiere verknüpft ist.

Zunächst besorgt das die Nerven- und Muskelorgane durchspülende Blut die Anschaffung von Ersatz und Fortschaffung des Verbrauchten. Die Untersuchung des Blutes und seiner Bewegung wird also füglich

die ersten Abschnitte des zweiten Theiles der Physiologie — der Physiologie der vegetativen Thätigkeiten — bilden. Soll aber der Gesammtorganismus längere Zeit in einem Beharrungszustande erhalten werden, so reicht natürlich der im Blute einmal vorhandene Vorrath von Ersatzstoffen nicht aus und andererseits würde darin eine störende Anhäufung der Zersetzungsproducte stattfinden. Es müssen also diese nach Massgabe ihrer Entstehung beständig aus dem Blute, resp. aus dem ganzen Organismus ausgeschieden werden. Die Lehre von diesen „Ausscheidungen" bildet demgemäss einen weiteren Abschnitt in der Physiologie der vegetativen Thätigkeiten.

Ebenso muss umgekehrt der Vorrath des Blutes an Ersatzstoffen beständig nach Massgabe des Verbrauches von aussen her ergänzt werden. Um diesen Vorgang dreht sich dann der letzte Abschnitt der Physiologie, welcher von der Aufnahme der Nahrung, von ihrer Verarbeitung im Verdauungsapparate und von der Aufnahme der verarbeiteten Stoffe ins Blut, mit einem Worte von der „Blutneubildung" handelt.

Der hier vorgezeichnete Plan wird in der folgenden Darstellung nur in seinen grossen Umrissen eingehalten werden können. Im Einzelnen wird es nicht zu vermeiden sein, vielfach davon abzuweichen.

I. Theil. Die animalen Thätigkeiten.

I. Abschnitt. Physiologie des Muskelgewebes.

1. Capitel. Ruhender und erregter Zustand des Muskels.

Die augenfälligste Erscheinung des leiblichen Lebens des Menschen ist, wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, die sogenannte willkürliche Bewegung seiner Glieder. Vom Standpunkte des individuellen Subjektes aus betrachtet ist sie der eigentliche Zweck der ganzen leiblichen Organisation, denn das Subject kann keinen in seinem Bewusstsein vorgestellten Zweck erreichen, ohne eben durch „willkürliche Bewegungen" auf seine Umgebung einzuwirken. Es ist leicht zu sehen, dass die willkürlichen Bewegungen dadurch zu Stande kommen, dass die unter dem Namen der Muskeln bekannten elastischen Stränge durch ihre Zusammenziehungen die Knochen, an welchen sie mit ihren beiden Enden angeknüpft sind, einander nähern, so dass, wenn dieser Annäherung ein äusseres Hinderniss z. B. das Gewicht einer Last entgegentritt, dies überwunden werden und so eine Wirkung in der Umgebung ausgeübt werden kann. Dies könnte nun freilich auch geschehen, wenn die Knochen durch Stränge aus einem beliebigen elastischen Materiale z. B. aus Kautschuk verknüpft wären, denn ein gedehnter elastischer Strang zieht sich unter Ueberwindung von Widerständen wieder zusammen. Die Verknüpfung der Knochen durch solche bloss physikalisch elastische Stränge oder Federn würde aber dem Individuum für seine Zwecke werthlos sein, denn es wäre eine Leistung nur dann möglich, wenn die Stränge vorher durch Aufwand einer gleich grossen fremden Arbeit gedehnt und gespannt wären. Sollen dem Individuum die seine Knochen verknüpfenden Muskelstränge Dienste leisten, so müssen sie sich, ohne wie eine Uhrfeder durch äussere Kräfte aufgezogen oder gespannt zu werden, gleichsam von selbst auf Wunsch des Individuums aus schlaffen Strängen in gespannte verwandeln können, die sich nun elastisch zu-

sammenziehen so als wären sie von Natur kürzer und nur auf die ursprüngliche Länge gewaltsam gedehnt.

Die Möglichkeit, dass sich ein Muskel einmal aus einem schlaffen in einen gespannten elastischen Strang verwandelt, würde aber auch noch nicht von bleibendem Werthe sein, denn es könnte alsdann nur einmal eine Leistung mit jedem Muskel verrichtet werden. Sollen nach einander mit demselben Muskel viele Wirkungen ausgeübt werden, so muss derselbe sich auch wieder in einen schlaffen Strang zurückverwandeln können und zwar das eine und das andere wann und so oft es das Individuum bedarf.

Dass sich unsere Muskeln in der That so verhalten, können wir jeden Augenblick am eigenen Körper sehen. Hängt z. B. einer unserer Arme schlaff herab und nehmen wir ein Gewicht in die Hand, so können wir ganz von selbst die Beuger des Vorderarmes in so gespannte Stränge verwandeln, dass der letztere — sagen wir bis zum rechten Winkel mit dem Oberarm gebogen und so das Gewicht gegen die Schwere gehoben wird. Legen wir in dieser Höhe das Gewicht ab, so können wir sofort die Vorderarmbeuger willkührlich wieder erschlaffen lassen, so dass der Arm wieder herabsinkt, ohne dass ein dem gehobenen gleiches Gewicht wieder sinkt.

Es ist nun eine erste Aufgabe der Physiologie, die Eigenschaften der merkwürdigen Substanz, welche diese Leistungen verrichtet und die Bedingungen unter denen sie es thut, genauer zu erforschen.

Das Muskelgewebe besteht aus faserigen Elementen, welche im Allgemeinen, parallel neben einander gelagert, zu Bündeln angeordnet sind. Schon der Anblick mit blossem Auge lässt zwei Arten von Muskelgewebe unterscheiden. Die eine Art, aus welcher die der Willkühr unterworfenen Skeletmuskeln und das Herz bestehen, zeichnet sich durch ziemlich intensiv rothe Farbe aus. Die aus diesem Gewebe gebildeten Massen sind das, was man im gemeinen Leben „Fleisch“ im engeren Sinne des Wortes nennt. Die andere Art des Muskelgewebes, welche nirgends in so compacten Massen auftritt wie die erste, zeigt eine blässere Farbe. Sie bildet besonders in den Gefässen und im Darmkanale eine Schicht der Wandung und kommt sonst noch in kleinen Mengen zwischen verschiedene Gewebe des Körpers eingestreut vor. Die mikroskopische Untersuchung lässt an den Muskelfasern der ersten Art eine sehr regelmässige Querstreifung erkennen, die den Fasern der anderen Art fehlt. Man pflegt daher von „quergestreiften“ und „glatten“ Muskelfasern zu sprechen. Die physiologischen Leistungen treten an der ersteren weit augenfälliger hervor; es sind daher diese genauer gekannt und sie sind zunächst ausschliesslich hier zu betrachten.

Jede quergestreifte Muskelfaser ist eigentlich ein Schlauch, dessen Inhalt von festweichem Aggregatzustande eine gewisse Modification der in der Einleitung als „Protoplasma“ bezeichneten Substanz ist. Wie die Querstreifung zeigt, ist der Inhalt nicht ganz gleichartig, es scheinen vielmehr in eine homogene Grundsubstanz reihenweise geordnete Theilchen von etwas anderer Beschaffenheit in sehr regelmässiger Anordnung eingelagert zu sein. Die äusserst dünne Wandung des Schlauches besteht aus einem andern, nicht näher bekannten Stoffe; wahrscheinlich ähnlich dem Bindegewebe aus leimgebender Substanz.

Die chemische Untersuchung einer von fremden Gewebselementen möglichst gesäuberten Muskelmasse ergiebt etwa folgende Zusammensetzung in abgerundeten Zahlen:

Wasser	70—80 %
Eiweisskörper	16—20 „
Fette	bis zu 1 „
Kohlehydrat	bis zu 1 „
Kreatin u. dgl.	etwa 0,5 „
Salze	etwa 1,5 „

Von Kohlehydraten enthält der Muskel vorzugsweise den unter dem Namen „Glykogen“ bekannten Körper, welcher uns später als Bestandtheil der Leber wieder begegnen wird. Neben dem Kreatin enthält der Muskel noch spurweise andere ähnliche stickstoffhaltige Spaltungsproducte des Eiweisses, die sämmtlich in grösserer Menge im Harn vorkommen, unter den anorganischen Bestandtheilen des Muskels herrschen Phosphorsäure und Kali vor.

Die einzelne Faser mit durchgängig zusammenhängendem Protoplasma geht nur bei ganz kurzen Muskeln von einem Ende desselben zum andern ununterbrochen durch. Bei längeren Muskeln sind stets mehrere Fasern der Länge nach zusammengefügt zu einem von einem Ende zum andern reichenden Faden, da die Länge einer einzelnen Muskelfaser höchstens einige Centimeter beträgt.

Mechanisch betrachtet stellt ein Muskelfaserbündel einen überaus biegsamen Strang von höchst vollkommener, aber sehr kleiner Elasticität vor, d. h. wenn er über seine natürliche Länge gedehnt war, so nimmt er diese nach Wegfall der dehnenden Kräfte ziemlich genau wieder an, und es genügen schon sehr geringe Kräfte, um eine beträchtliche Dehnung herbeizuführen. Um in dieser Beziehung die Muskelsubstanz mit anderen elastischen Körpern vergleichen zu können, mögen einige Zahlenangaben dienen. Ein Muskelbündel vom Frosche von 1□^{mm} Querschnitt wird um $^1/_{100}$ seiner Länge schon durch die Kraft von nicht ganz 3^{gr} ausgedehnt, während zur Dehnung eines

Stahldrahtes von gleichem Querschnitte um denselben Bruchtheil seiner Länge mehr als 170.000^{gr} erforderlich sind. Es ist bezüglich der Elasticität des ruhenden Muskels ferner noch sehr bemerkenswerth, dass dieselbe mit wachsender Dehnung zunimmt, d. h. dass die Dehnung um denselben Betrag desto mehr Kraft erfordert, je mehr der Muskel bereits gedehnt ist.

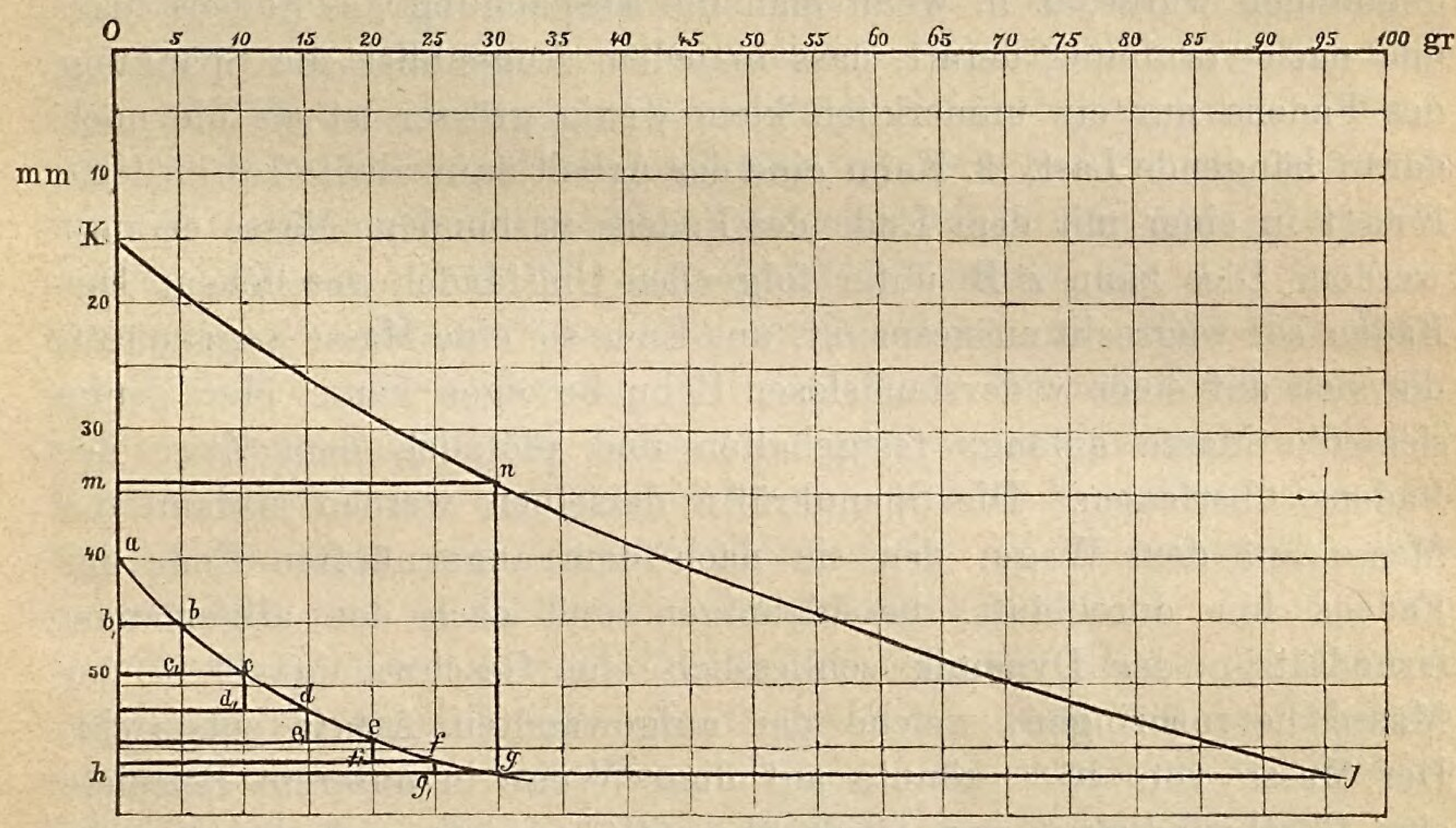
Die beiden Zustände, in welche, wie wir weiter oben gesehen haben, der Muskel abwechselnd muss gebracht werden können, wenn er seinem Zwecke entsprechen soll, nennen wir den „ruhenden" und den „erregten" oder „tetanisirten" Zustand und die Eigenschaft, vermöge deren dies möglich ist, die „Reizbarkeit". Die Frage nach den Anlässen, welche den Zustandswechsel hervorrufen, auf später verschiebend, wollen wir uns zunächst eine genauere Vorstellung verschaffen von der Art und dem Betrage der Wirkung, welche bei einem Uebergange vom ruhenden zum erregten Zustande von einem Muskel ausgeübt werden kann. Es versteht sich von selbst, dass der erregte Zustand eines Muskels verschiedener Grade fähig ist, um es aber zunächst mit bestimmten Vorstellungen zu thun zu haben, wollen wir ein bestimmtes Beispiel eines wirklich ausgeführten Versuches an einem Froschmuskel betrachten, der aus dem vollständig ruhenden in den maximal erregten Zustand übergeführt wurde.

Zuvor ist noch daran zu erinnern, dass mechanische Effecte von Kräften zu messen sind durch das Product der Kraft mit der Wegstrecke, durch welche sie gewirkt hat, welches Product in der Kunstsprache der Mechanik „Arbeit" genannt wird. Die Einheit dieser Grössenart ist das „Grammmillimeter", im Folgenden wird sie durch das Zeichen ^{grmm} oben an der Zahl angedeutet. Um nun von der möglichen Arbeitsleistung bei einer Muskelzusammenziehung Kenntniss zu erhalten, muss man das Gesetz kennen, nach welchem die Länge von der Spannung abhängt. Es stellt sich am anschaulichsten graphisch dar in Form der sogenannten Dehnungscurve, einer Curve, deren (wagrechte) Abscisse die Spannung (in Grammen), deren (senkrechte) Ordinate die Länge (in Millimetern) angiebt.

Es sei nun *a b c d e f g* (Fig. 1) die Dehnungscurve des ruhenden Muskels, dessen natürliche Länge $(o\ a) = 40^{mm}$ war, und dessen Länge für eine Spannung von 30^{gr} also nach der Zeichnung 57^{mm} sein würde. Dann ist der dreieckige Flächenraum mit einer krummen Seite *a h g f e d c b a* das Maass für die Arbeit, welche es kostet, den Faden auf die Spannung von 30^{gr}, resp. auf die Länge von 57^{mm} zu dehnen, und für die Arbeit, welche der Faden bei seiner Abspannung auch wieder leistet. Um dies besser einzusehen, substituire man für einen Augenblick der Dehnungscurve als Annäherung

die geknickte treppenförmige Linie $a\ b_1\ b\ c_1\ c\ d_1\ d\ e_1\ e\ f_1\ f\ g_1\ g$. Dies heisst annehmen: um 5 mm ($a\ b_1$) dehnt sich der Faden ohne Arbeit, dann dehnt er sich um weitere 4 mm ($b\ c_1$) mit 5 gr Spannung, also indem 5 gr durch 4 mm herabsinken (wenn wir uns die Spannung geradezu durch angehängte Gewichte bewirkt denken), was eine Arbeit von $4 \times 5 = 20$ grmm ist. Um weitere 3 mm ($c\ d_1$) dehnt er sich, wenn der spannenden Last 5 gr zugelegt werden. 10 gr sinken also durch 3 mm herab, was eine Arbeit von $3 \times 10 = 30$ grmm ausmacht. Zulage von weiteren 5 gr brächte eine Dehnung von 2,5 mm ($d\ e_1$) zuwege. Also sänken 15 gr durch 2,5 mm, damit geleistete Arbeit: $2{,}5 \times 15 = 37{,}5$ grmm u. s. w. Man sieht, unter unserer allerdings

Fig. 1.



nur angenähert richtigen Voraussetzung, bemisst sich die bei der Anspannung des Fadens aufgewandte Arbeit durch die Summe der rechteckigen Flächenstreifen, deren in der Linie $a\ h$ zu messenden Breiten die Wegstrecken, deren der Abscissenaxe parallel zu messende Längen die durch diese Wegstrecken wirkenden Kräfte bedeuten. In dem gewählten Beispiele wäre die Arbeit somit numerisch $4 \times 5 + 3 \times 10 + 2{,}5 \times 15 + 1{,}5 \times 20 + 1 \times 25 = 20 + 30 + 37{,}5 + 30 + 25 = 142{,}5$ grmm. Dass unter der angenäherten Voraussetzung dasselbe Maass von Arbeit durch die elastischen Kräfte wieder geleistet wird bei Abspannung des Fadens, ist klar, denn der Faden könnte 25 gr um 1 mm ($g_1\ f$) heben; würden nun 5 gr vom Faden getrennt, so höbe er die übrigbleibenden 20 gr um 1,5 mm ($f_1\ e$).

Würden wieder 5 gr getrennt, so würden die übrigen 15 gehoben auf 2,5 mm (e_1 d) u. s. w.

Denkt man sich die Treppenstufen immer kleiner, so nähert man sich immer mehr dem wahren Sachverhalt, die Summe der rechteckigen Treppenstufen, welche das Maass der Arbeit bildet, geht aber dadurch über in den vorhin erwähnten dreieckigen Flächenraum $a\ h\ g$ von etwa 190 grmm.

Die Arbeit, welche ein gespannter elastischer Faden so bei seiner Abspannung leistet, kann sehr verschiedene Effecte haben. 1. Kann der Effect ein der Arbeit äquivalenter Hub schwerer Körper sein, so dass z. B. unter den Voraussetzungen von vorhin ein Hub von 190 grmm bewerkstelligt würde. Dies geschieht ganz sicher dann, wenn man die äusseren Umstände so einrichtet, wie vorhin angenommen wurde, d. h. wenn man die Abspannung des Fadens nach und nach vornimmt, derart, dass in jedem Augenblick die Spannung des Fadens nur ein unmerklich klein wenig grösser ist als die noch daran hängende Last. 2. Kann eine der Arbeit äquivalente lebendige Kraft in einer mit dem Ende des Fadens verbundene Masse erzeugt werden. Dies kann z. B. unter folgenden Umständen geschehen. Der Faden sei wagrecht ausgespannt, ans Ende sei eine Masse angeknüpft, die sich auf einer widerstandslosen Bahn bewegen kann. Man denke sich die Masse anfangs festgehalten und plötzlich dem Zuge des Fadens überlassen. Die Spannkräfte desselben werden alsdann die Masse auf dem Wege, den sie nach dem angeknüpften Ende des Fadens hin durchläuft, beschleunigen und nach den allgemeinen Grundsätzen der Dynamik schliesslich eine Geschwindigkeit in der Masse hervorbringen, welche der aufgewandten Arbeit entspricht. Der Masse von 10 gr könnte auf diese Weise in unserem Beispiele eine Geschwindigkeit von etwas über 60 cm per Secunde beigebracht werden durch die Arbeit des sich zusammenziehenden Fadens (die Geschwindigkeit nämlich, welche beim Fallen durch 19 mm erlangt wird.)

Wenn man übrigens einen solchen Versuch wirklich anstellt, so erlangt die Masse nicht ganz die berechnete Geschwindigkeit, weil ein Theil der Arbeit dazu verbraucht wird, die Widerstände im Faden selbst bei der raschen Zusammenziehung zu überwinden. Für diesen Theil der Arbeit wird dann selbstverständlich ein äquivalentes Wärmequantum entwickelt. Lässt man den Faden ganz frei sich entspannen, ohne dass eine Gegenkraft oder eine träge Masse am freien Ende angeknüpft ist, dann wird die ganze Arbeit zur Ueberwindung der Widerstände verwandt und in Wärme verwandelt.

Der Muskel, dessen Dehnungscurve im ruhenden Zustande $a \ldots d \ldots g$ war, hatte im erregten Zustande die natürliche Länge $o\,K$ = 15 mm (Fig. 1) d. h. er zog sich im erregten Zustande ganz entlastet auf 15 mm zusammen. Diese Länge ist etwas weniger als $^2/_5$ von der natürlichen Länge ohne Belastung im ruhenden Zustande. Ein solcher Betrag der Zusammenziehung gilt im Allgemeinen als der normale. Seine Dehnungscurve in diesem Zustande verlief etwa wie $K\,J$; es bedürfte also einer Spannung von 97 gr und einer Arbeit von etwa 1700 grmm (gemessen durch Flächenraum $K\,J\,h$), um den erregten Muskel auf die Länge von 57 mm zu bringen. Dieselbe Arbeit leistet er auch wieder, wenn man ihm gestattet, sich auf die Länge von 15 mm zusammenzuziehen. Beides lässt sich genau nach dem Schema der vorigen Betrachtung einsehen.

Es sei der gedachte Muskel im ruhenden Zustande auf die Länge von 57 mm gedehnt, was — wie gezeigt — einen Aufwand an Arbeit von 190 grmm erfordert. Nun werde er in den erregten Zustand versetzt, und nachdem dies vollständig geschehen ist, gestatte man ihm sich zusammenzuziehen; dann leistet er, wie gezeigt wurde, eine Arbeit von 1700 grmm, also 1510 grmm mehr, als auf die Anspannung im ruhenden Zustande verwandt ist. Er zieht sich eben mit viel grösserer Spannung (im Anfang z. B. mit der Spannung 97 gr) zusammen, als mit welcher er gedehnt ist (letztere war ja in Maximo 30 gr), und überdies ist noch die vom Muskelende bei der Zusammenziehung zurückgelegte Wegstrecke ($K\,h$) grösser als die bei der Dehnung im Ruhezustande zurückgelegte ($a\,h$).

Sofern die berechnete Differenz von 1510 grmm als mechanische Arbeit, z. B. als Hub einer Last erscheint, muss also im Muskel mechanische Arbeit entstanden sein aus einer andern Form der Kraft, und dies ist der eigentliche Zweck des Muskels im thierischen Haushalt. Diesen Theil der Muskelarbeit kann man daher passend „Nutzeffect“ nennen. Er ist zu bemessen nach dem Flächenraum $K\,a\,g\,I$ in der Figur 1. Die andere Form der Kraft, aus welcher der Nutzeffect des Muskels entsteht, ist unzweifelhaft chemische Spannkraft.

Die ganze Arbeit der Zusammenziehung des erregten Muskels kann nur dann als Hub einer Last zum Vorschein gebracht werden, wenn man den Muskel von der Anfangsspannung an (im vorliegenden Beispiel 97 gr) allmählich entlastet, so dass in jedem Augenblick die Spannung nur eben die Last übertrifft. Der Versuch kann folgendermassen angestellt werden: Der Muskel wird im Ruhezustand gedehnt zu einer gewissen Länge ($o\,h$ Fig. 1); nun wird die Last (97 gr) angehängt, welche voraussichtlich seiner Spannung im tetanisirten

Zustande bei derselben Länge entspricht. Diese Last muss natürlich vorläufig unterstützt werden, weil sie ihn im Ruhezustande viel weiter dehnen würde. Jetzt wird der Muskel erregt. Er kann natürlich erst dann anfangen sich zu contrahiren, wenn der erregte Zustand vollständig entwickelt ist, weil erst dann die Spannung bei der betreffenden Länge die angehängte Last aufwiegt, resp. ein wenig überwiegt. Durch eine geeignete Hebelvorrichtung muss dann dafür gesorgt sein, dass die Last im Aufsteigen für den Muskel leichter wird nach Massgabe seiner Verkürzung.

Im lebenden Menschen scheinen vermöge der Gelenkseinrichtungen manche Muskelgruppen bei den wichtigsten Bewegungen nach diesem vortheilhaftesten Principe zu arbeiten.

Verknüpft man mit dem ruhenden Muskel eine träge Masse und überlässt dieselbe, nachdem die Erregung vollständig entwickelt ist, den elastischen Kräften zur Bewegung, so wird nie die ganze Arbeit in lebendige Kraft, resp. Wurf des Gewichtes mit der entsprechenden Geschwindigkeit verwandelt. Ein namhafter Bruchtheil der (durch den Flächenraum $K\ J\ h$ gemessenen) Arbeit wird dabei stets in Wärme verwandelt und kommt also den Zwecken des Subjectes nicht zu Gute.

Viel weniger arbeitet der Muskel, wenn man ihn erregt unter den Umständen, unter welchen es gewöhnlich bei physiologischen Versuchen geschieht. Man hängt nämlich meist ein Gewicht an den ruhenden Muskel und reizt ihn. Da der erregte Zustand allmählich entsteht, so kommen jetzt die grössten Spannkräfte, welche bei den vorher beschriebenen Vorgängen zu Anfang wirken, gar nicht zu Stande, denn ehe noch der Muskel sich in den elastischen Faden verwandelt hat, dessen natürliche Länge (um beim obigen Beispiel zu bleiben) $o\ K$ und dessen Spannung bei der factisch vorhandenen Länge $o\ h$, daher 97 ^{gr} beträgt, ist die angehängte Last (von 30 ^{gr}) schon gestiegen, der Muskel hat sich schon verkürzt: die Last fängt nämlich hier sofort an zu steigen, sowie der erregte Zustand anfängt sich zu bilden, da sie mit der Spannung des Muskels im unerregten Zustand im Gleichgewicht war. Im Anfang der Entwickelung des erregten Zustandes ist aber selbstverständlich die Spannung des Muskels für die Länge $o\ h$ noch nicht 97 ^{gr} (wie auf der Höhe der Erregung), sondern sie ist erst ganz wenig über 30 ^{gr}.

Wenn wir die 30 ^{gr} Spannung nicht durch die Schwere einer trägen Masse hervorbringen, sondern durch Spannung einer Feder, und von der Trägheit der mit dem Muskel verknüpften Massen ganz abstrahiren, und wenn wir ferner annehmen, dass die Gegenkraft der Feder auch während der Zusammenziehung des Muskels constant = 30

bleibt (diese Bedingungen lassen sich annähernd experimentell herstellen), dann können wir auch wieder die Arbeit, die der Muskel beim Erregen leistet, zum voraus berechnen, wofern wir die Dehnungscurve des erregten Muskels kennen. Unter den gemachten Voraussetzungen wird sich nämlich offenbar der Muskel so zusammenziehen, dass seine Spannung fortwährend = 30 bleibt, er wird sich aber so weit zusammenziehen, dass er schliesslich die Länge hat, welche dem vollständig erregten Muskel für die Spannung von 30^{gr} zukommt. In unserm Beispiel also die Länge *o m*. Es misst also jetzt das Rechteck *m n g h* ($m\,n = 30$; $m\,h = 23$, also $m\,n \times m\,h$) = 690^{grmm} die Arbeit.

Sind mit dem Muskelende träge Massen verbunden, dann können allerdings grössere Spannungen als die ursprünglich am ruhenden Muskel angebrachte zur Wirksamkeit kommen, denn es bleibt alsdann das Muskelende zurück und der Muskel hat also noch eine beträchtliche factische Länge in den späteren Stadien der Entwickelung des Erregungszustandes, wo seine natürliche Länge schon beinahe auf die Grösse *o K* reducirt ist. Daher ist er dann um einen grossen Bruchtheil seiner natürlichen Länge gedehnt und übt auf die mit ihm verbundenen trägen Massen eine grosse beschleunigende Kraft aus. Die geleistete Arbeit ist alsdann grösser als das Rechteck *m n g h*; wie gross, das hängt von den besonderen Umständen des Versuchs ab. Unter Bedingungen solcher Art ziehen sich wohl meistens die Muskeln bei ihrem Gebrauche während des Lebens zusammen.

Es ist leicht zu sehen, dass der Muskel beim Uebergang in den erregten Zustand die frei an ihm hängende Masse um so mehr beschleunigen und mithin senkrecht um so höher aufwerfen wird, je rascher er aus dem ruhenden in den erregten Zustand übergeht. Daher kommt es, dass der Muskel bei höheren Temperaturen (Froschmuskel bis zu 30 und einigen Graden) unter sonst gleichen Umständen mehr Arbeit leistet, obgleich die Dehnungscurve nicht wesentlich anders zu verlaufen scheint.

Die praktische Brauchbarkeit der Muskelsubstanz zu immer von Neuem wiederholter Arbeitsleistung beruht neben der geschilderten Erregbarkeit auf der schon weiter oben erwähnten zweiten Eigenschaft, vermöge deren der durch die Erregung gesetzte veränderte Zustand sehr bald von selbst wieder aufhört, sowie die Erregungsursache aufgehört hat zu wirken. So dehnt sich der noch so kräftig zusammengezogen gewesene Muskel unter ganz geringer Spannung wieder zu seiner ursprünglichen Länge aus, und ist bereit, von Neuem gereizt, durch eine abermalige Zusammenziehung einen mechanischen Effect hervorzubringen.

Das Volum des Muskels bleibt bei seiner Zusammenziehung merklich ungeändert. Es muss demnach die Dicke des Muskels genau in demselben Maasse zunehmen, in welchem seine Länge abnimmt. Es mag hier noch gelegentlich der öfters gebrauchte Ausdruck „absolute Kraft“ eines Muskels erwähnt werden. Man versteht hierunter rein conventionell diejenige Spannung, welche ein Muskel in maximal erregten Zustande bei der Länge ausübt, die ihm im Ruhezustande bei der Spannung Null eigen ist. Sie lässt sich aus der Dehnungscurve des erregten Muskels ohne Weiteres ablesen und wäre z. B. in unserem Beispiele (Fig. 1) = 43 $^{\mathrm{gr}}$, da unser Muskel im erregten Zustande (wie die Dehnungscurve $K\ J$ sehen lässt) bei der Länge von $O\,a = 40$ $^{\mathrm{mm}}$ eine Spannung von 43 $^{\mathrm{gr}}$ besitzt. Diese sogenannte „absolute Kraft“ ist von der ursprünglichen Länge des Muskels natürlich unabhängig. Sie hängt bloss von der physiologischen Beschaffenheit und dem Querschnitte ab. Für die willkührlich erregten Muskeln des lebenden Menschen hat man die absolute Kraft zu etwa 10 Kilo pro cm^2 Querschnitt bestimmt.

2. Capitel. Die Reize des Muskels.

Wie schon (S. 12) bemerkt wurde, kann der Uebergang des Muskels aus dem ruhenden in den erregten Zustand durch verschiedene Einwirkungen veranlasst werden, welche wir als Reize bezeichnen. So lange der Muskel als Theil des lebenden Organismus functionirt, ist der Nervenreiz die regelmässige Veranlassung zu seiner Zusammenziehung. Es ist nämlich jede Muskelfaser des Körpers an einer Stelle — und wahrscheinlich nur an einer — mit einem Endzweig einer Nervenfaser verknüpft. Die Art dieser Verknüpfung hat man sich so vorzustellen, dass der feine Protoplasmafaden des Nervenfaserzweiges, der sogenannte Axencylinder, in das Protoplasma der Muskelfaser stetig übergeht. Das Muskelprotoplasma und das Nervenprotoplasma sind ja wahrscheinlich auch nur wenig unterschiedene Modificationen derselben Substanz. Der Uebergang ist vermittelt durch ein Bindeglied, welches wohl aus einer dritten Modification des Protoplasma gebildet ist. Die Hülle der Nervenfaser, das „Neurilemm“, geht in die Hülle der Muskelfaser, das „Sarkolemm“, vollkommen stetig über; beide Hüllen sind vermuthlich auch aus ganz gleichem Stoffe gebildet, welcher an der Function der Gewebselemente keinen thätigen Antheil nimmt.

In den Nervenfasern vermag sich nun ein später noch näher zu erörternder Process fortzupflanzen, der wie der analoge in der

Muskelfaser „Erregungsprocess“ genannt wird. Sowie dieser Process in einer motorischen Nervenfaser bis zu dem mit dem Muskelschlauchinhalt verknüpften Ende gekommen ist, beginnt in diesem gleichfalls der schon beschriebene, mit der Contraction einhergehende Erregungsprocess der Muskelfaser. Die Erregung der Nervenfaser kann an jedem Punkte derselben auf Grund gewisser äusseren Einwirkungen der sogenannten Nervenreize entstehen, wie später noch ausführlich zu entwickeln ist. Im regelmässigen Lebensverlaufe geht aber der Erregungsvorgang der motorischen Nervenfaser stets von ihrem andern, im Hirn oder Rückenmarke eingepflanzten Ende aus.

Es scheint, dass die normale Erregung der centralen Enden der motorischen Nerven stets ein aus einer Reihe von einzelnen Impulsen bestehender Act ist. Die vom Nervensystem veranlasste Zusammenziehung des Muskels, die sogenannte „willkürliche Zusammenziehung“, hat nämlich nicht den Charakter eines neuen ruhigen Gleichgewichtszustandes, sondern eines oscillatorischen, in dem beständig kleine Schwankungen der Spannung erfolgen. Hierauf deutet schon die allgemein bekannte Erscheinung, dass ein sehr lange Zeit in grosser Spannung willkürlich erhaltener Muskel das Glied, auf welches er wirkt, sichtbar erzittern macht. Aber auch wo kein Zittern sichtbar wird, hört man bei Auscultation gespannter Muskelmassen mit unmittelbar aufgelegtem Ohre oder mit dem Stethoskope einen Ton von nahezu 40 Schwingungen in der Secunde den sogenannten „Muskelton“. Man hat aber Grund anzunehmen, dass der gehörte Ton ein Oberton ist und im Muskel in Wirklichkeit nur 18—20 resp. nur 9—10 Schwingungen per Secunde erfolgen, dass also eben so viele Impulse in der Secunde in der Regel vom centralen Nervensystem zum Muskel ausgesandt werden. In neuerer Zeit sind übrigens gegen die Lehre vom Muskeltone nicht ganz ungegründete Zweifel erhoben, so dass dieselbe vorläufig nur als eine sehr wahrscheinliche Hypothese zu betrachten ist.

Den oscillatorischen Contractionszustand des Muskels, in welchem er durch immer von Neuem wiederholte Reizanstösse erhalten wird, pflegt man als „Tetanus“ zu bezeichnen. Es mag hier ausdrücklich bemerkt werden, dass wir bei der zuerst gegebenen Beschreibung des Erregungszustandes und der dabei zu beobachtenden mechanischen Wirkungen diese oscillatorische Art desselben, den „Tetanus“, im Auge gehabt haben.

Der Erregungsprocess kann im Muskel auch unmittelbar, ohne dass seine Nerven im Spiel sind, zu Stande gebracht werden. Der sichere Beweis für diesen in früherer Zeit viel bestrittenen Satz kann dadurch geführt werden, dass man einen Muskel von seinen Nerven vollständig trennt und ihn dann noch durch gewisse Reize zur

Zusammenziehung bringt. Die vollkommene Trennung kann natürlich nicht mit dem anatomischen Messer bewerkstelligt werden, da sich die zwischen den Muskelfasern und in dieselben eindringenden Nervenelemente nicht wegschneiden lassen, ohne dass die Muskelfasern selbst verletzt werden. Es gelingt aber, einen nervenfreien Muskel herzustellen, wenn man beim lebenden Thiere einen motorischen Nervenstamm durchschneidet und das Thier noch längere Zeit am Leben erhält. Wie die histiologische Untersuchung ausweist, degenerirt dann der peripherische Stumpf der Nerven vollständig und man hat nach einiger Zeit einen von functionsfähigen Nervenelementen vollkommen freien Muskel, der immer noch erregbar ist.

Das erst in neuerer Zeit bekannt gewordene „Curare" genannte amerikanische Pfeilgift giebt uns ein Mittel, in wenigen Minuten vollkommen entnervte Muskeln herzustellen. Wird nämlich dies Gift in die Säftemasse eines Thieres gebracht, so werden die Zwischenglieder zwischen Nerven und Muskelfaser, functionsunfähig, aber die Muskeln, die nun nicht mehr vom Nerven aus gereizt werden können, zeigen noch directe Erregbarkeit.

Unter den directen äusseren Einwirkungen, welche den Muskel in den Erregungszustand versetzen, unter den sogenannten „Muskelreizen" ist der bemerkenswertheste der elektrische. Durch gewisse elektrische Einwirkungen nämlich gelingt es, den Muskel in ausgiebige und andauernde Zusammenziehung zu versetzen. Um diesen Erfolg zu erzielen, muss der elektrische Strom die Muskelfaser in regelmässigem Wechsel durchfahren und wieder aufhören, und zwar müssen etwa 16—20 solcher Stromstösse in der Secunde erfolgen, wenn eine anscheinend constante ausgiebige Zusammenziehung, ein „Tetanus" erfolgen soll. Es mag hier bemerkt sein, dass eben nur durch periodisch wiederholte Impulse ein der willkürlichen Zusammenziehung ähnlicher Contractionszustand im Muskel hervorgerufen werden kann, und dies ist wohl der beste Beweis für die obige Behauptung, dass auch die natürliche Erregung der Muskeln vom Nervensystem aus in periodisch wiederholten Impulsen besteht.

Um eine Reihe von elektrischen Stromstössen durch irgend einen Leiter zu senden, kann man sehr zweckmässig denselben in den Kreis der secundären Rolle eines Inductionsapparates einschalten und dann den Strom in der primären Rolle in regelmässiger Aufeinanderfolge schliessen und öffnen. Dass bei diesem Verfahren die einzelnen momentanen Stromstösse den Muskel abwechselnd in entgegengesetzter Richtung durchlaufen, hat, abgesehen von gewissen, hier nicht zu besprechenden feineren Besonderheiten, keinen Einfluss auf die Entstehung des Tetanus. Der Inductionsapparat bildet somit das

beste Mittel, den Muskel zu tetanisiren. Schon wenn die Schläge einen sehr mässigen Stärkegrad haben, bringt man das Maximum der möglichen Verkürzung um etwas mehr als die Hälfte der urspringlichen Länge hervor. Bei geringerer Stärke der Schläge fällt die Verkürzung des Muskels natürlich auch geringer aus.

Es ist eine höchst merkwürdige, fast möchte man sagen paradoxe Erscheinung, dass durch künstliche elektrische Reizung in den Muskeln des lebenden Menschen keine so kräftige Zusammenziehung erzielt werden kann, als durch die willkürliche Erregung vom Nervensystem aus. Man mag die Intensität der reizenden Inductionsschläge so hoch greifen als man will, immer lässt sich durch willkürliche Anstrengung der mechanische Effect noch überbieten.

Sendet man einen elektrischen Strom von längere Zeit dauernder constanten Stärke durch einen Muskel, so geräth der Muskel ebenfalls in einen andauernd veränderten Zustand, den man auch als Erregungszustand bezeichnen kann, da er auch mit Verkürzung einhergeht. Es ist aber kein oscillatorischer Zustand oder Tetanus. Die Contraction unter dem Einflusse des constanten Stromes erreicht auch wohl kaum jemals den Betrag wie beim Tetanus, und besonders kann sie nie so lange constant auf gleicher Höhe erhalten werden, sondern lässt, selbst wenn der elektrische Strom sehr stark ist, immer bald nach. Im Momente des Hereinbrechens des Stromes in den Muskel erfolgt regelmässig eine die dauernde bedeutend übertreffende momentane Verkürzung. Sehr häufig zuckt der durchströmte Muskel auch beim Aufhören des Stromes noch einmal, ehe er wieder zur ursprünglichen Ruhe zurückkehrt. Es erweisen sich somit die Aenderungen der Stromstärke im Muskel, insbesondere ihr Ansteigen vom Werthe Null beim Beginne und ihr Zurücksinken zum Werthe Null beim Aufhören, als besonders wirksame Momente. Dadurch wird begreiflich, dass eine Reihe von Stromstössen, wobei die Stromstärke fortwährend schwankt, eine besonders energische Erregung andauernd unterhalten kann — eben den schon beschriebenen „tetanischen“ Zustand.

Ein sehr bemerkenswerther Umstand an der elektrischen Reizung ist der, dass die reizende Einwirkung selbst das Muskelgewebe in keiner Weise verletzt, und dass daher die elektrische Reizung beliebig oft mit Erfolg wiederholt werden kann. Freilich nimmt der Erfolg an einem aus dem lebenden Thiere herausgenommenen Muskel bei öfterer Wiederholung der Reizung allmählich ab, aber nur weil der Erregungszustand selbst, wie weiter unten ausführlicher zu betrachten ist, die Muskelsubstanz verändert. Von den anderen reizenden Einflüssen steht in dieser Beziehung den elektrischen noch am nächsten die Wärme. Wenigstens kann man bei kalten Froschmuskeln be-

obachten, dass sie durch Erwärmung um 10—20⁰, wenn die erreichte Temperatur unter 40⁰ liegt, in eine ähnliche andauernde Zusammenziehung gerathen wie beim Durchfliessen eines constanten Stromes, und dass dieser Vorgang mehrere Male wiederholt werden kann, ohne dass irgend ein Theil des Muskels getödtet wird. Erwärmt man dagegen einen Froschmuskel auf etwas über 40⁰ oder einen Warmblütermuskel auf etwa 45⁰, so tritt eine energische und ebenso ausgiebige Zusammenziehung ein wie beim heftigsten Tetanus, nun bleibt aber der Muskel verkürzt und kommt nie wieder zu seinem ursprünglichen Zustande zurück; er ist todt, und zwar im Zustande der sogenannten „Wärmestarre."

Ausser der Elektricität und Wärme kann die Muskelfaser noch erregt werden durch chemische und mechanische Angriffe. Von chemischen Reagentien wirkt am sichersten reizend auf die Muskelfaser das Ammoniak, dessen Berührung schon in sehr geringer Menge eine andauernde, aber jedenfalls nicht tetanische Zusammenziehung hervorbringt. Sie hört allmählich wieder auf, wie es scheint mit Verflüchtigung des Ammoniaks, und kann mehrere Male nacheinander am selben Muskel hervorgebracht werden. Andere Reagentien als Säuren, Alkalien und Mineralsalze wirken nur unsicher.

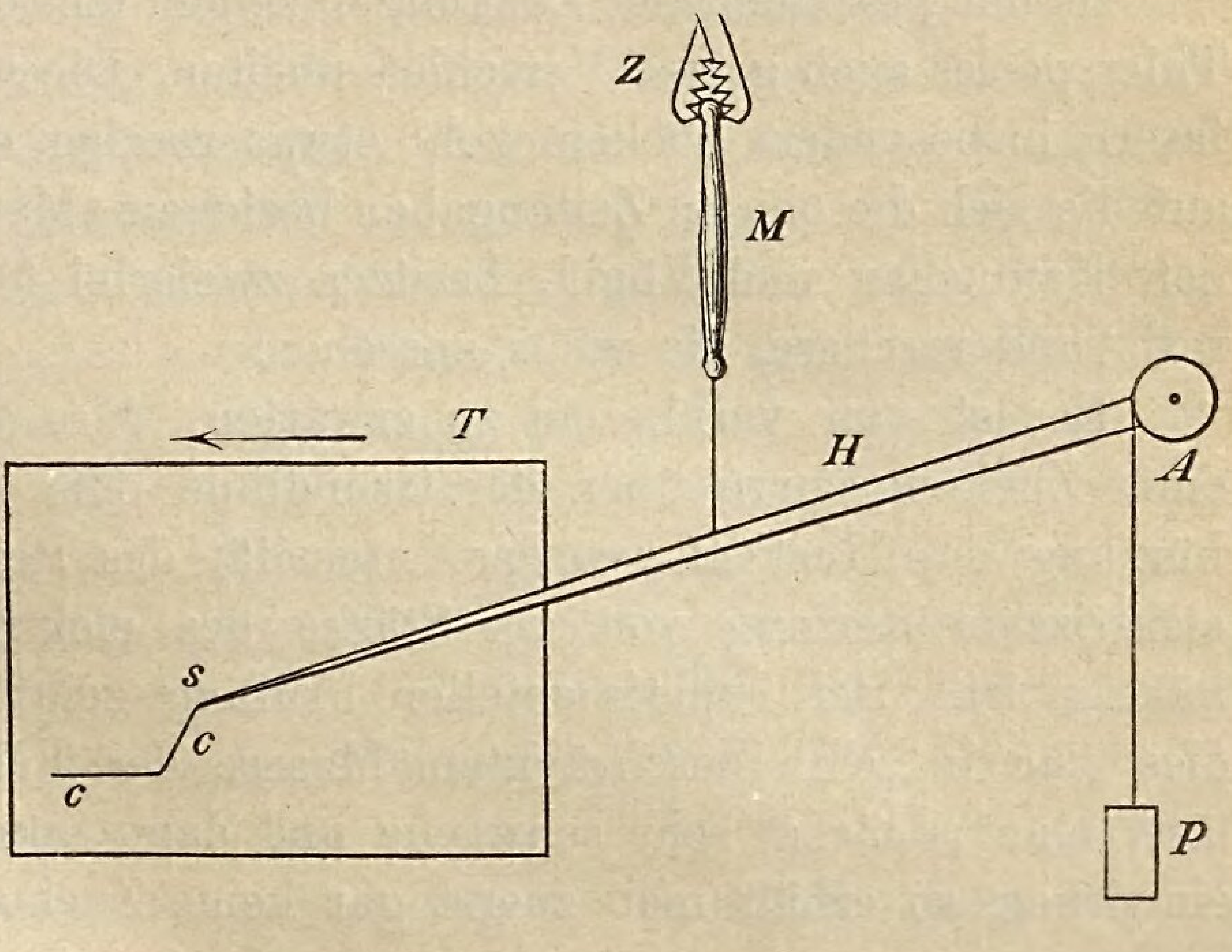
Mechanische Angriffe scheinen nur dann eine Erregung hervorzubringen, wenn ein Theil des Muskelgewebes dadurch zerstört wird. So bringt jede Zerquetschung eines Endes den Muskel zu einer rasch vorübergehenden Zusammenziehung, die allerdings in eine dauernde und als tetanisch zu bezeichnende verwandelt werden kann, wenn man rasch nacheinander immer neue Punkte der Zerquetschung unterwirft. Natürlich wird auf diese Weise sehr rasch der ganze Muskel zerstört. Bisweilen, namentlich an nicht mehr ganz lebenskräftigen Muskeln, bemerkt man auf Druck, der nicht zerstörend wirkt, eine lokale Zusammenziehung und Verdickung — den sogenannten „idiomuskulären" Wulst. Die öfters aufgestellte Behauptung, dass auch rasche Dehnung reizend auf den Muskel wirke, ist entschieden nicht richtig.

3. Capitel. Die sogenannte Zuckung des Muskels.

Wenn ein einmaliger momentaner Reizanstoss, sei es durch Vermittlung des Nerven, sei es direct, den Muskel trifft, so entsteht in ihm ein nur kurz dauernder Erregungsvorgang, den man eine Zuckung nennt.

Dieser Vorgang, der im normalen Lebensverlaufe wohl nur am Herzen vorkommt, ist gleichwohl sehr vielfach experimentell studirt worden und hat auch in der That grosses Interesse, weil bei ihm manche Grundeigenschaften der Muskelsubstanz in der einfachsten Form zur Anschauung kommen. Um die Zuckung genauer zu studiren, muss sie durch einen elektrischen Schlag ausgelöst werden, der entweder auf den Muskel unmittelbar oder auf seine Nerven wirkt, denn nur bei dieser Reizungsart kann man das Quantum des Reizes fein abstufen, den Augenblick desselben genau bestimmen und den Versuch am selben Muskel viele Male wiederholen. Den zeitlichen Verlauf der Zuckung kann man durch graphische Darstellung der Muskelverkürzung anschaulich darstellen, wozu die sogenannten „myographischen“ Vorrichtungen dienen. Sie bestehen in einem um eine wagrechte Axe drehbaren Hebel, an welchem aufwärts die Spannkraft des Muskels, abwärts ein Gewicht angreift: in der Verlängerung des Hebels ist eine Zeichenspitze angebracht, welche an einem rasch gedrehten Cylinder oder einer vorübergeführten Platte eine Spur ihrer Bewegung in Form einer Curve hinterlässt, deren Abscissen der verlaufenden Zeit, deren Ordinaten der Höhe des Zeichenstiftes und somit der Verkürzung des Muskels in jedem Augenblicke entsprechen. Will man einfach ein Bild vom Gange der Verkürzung bei fortwährend gleichbleibender Spannung haben, so muss man dafür sorgen, dass möglichst wenig Masse in rasche Bewegung kommt, die vermöge der erlangten Geschwindigkeit über die Gleichgewichtslage hinausgeschleudert würde. Man muss zu diesem Zwecke den Hebel möglichst leicht herstellen und den Muskel an einem grossen, das Gewicht an einem ganz kleinen Hebelarm angreifen lassen. Diese Anordnung ist in der leicht verständlichen Zeichnung Fig. 2 schematisch dargestellt.

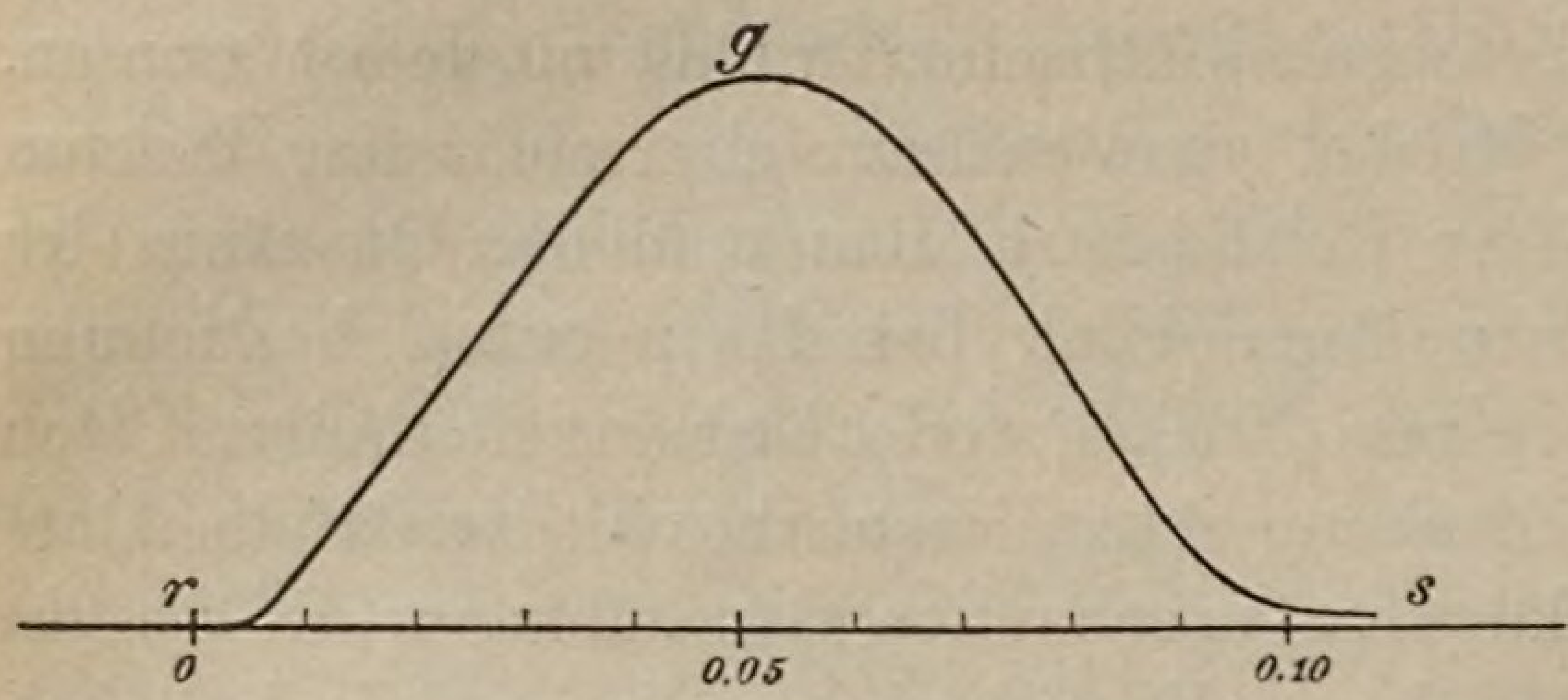
Fig. 2.



Lässt man an einer solchen Vorrichtung einen Muskel zucken, so erhält man eine Curve von der Gestalt der

Fig. 3. r ist der Punkt der Tafel, vor welchem der Zeichenstift stand in dem Augenblicke, wo der elektrische Schlag den Muskel traf. Erst eine merkliche Zeit später, während die Zeichentafel den Weg von r bis zum Ansteigen der Curve zurückgelegt hat, beginnt, wie man sieht, die Zusammenziehung. Dieser Zeitraum — das Stadium der latenten Reizung genannt — beträgt etwa 0,005″. Die Zusammenziehung,

Fig. 3.



durch die Erhebung der Curve über die Wagrechte $r\ s$ repräsentirt, erfolgt, wie die nahezu gerade Form des Anfangstheiles zeigt, der Zeit ziemlich proportional, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, bis sie bei g in Wiederausdehnung übergeht. Bei s hat der Muskel seine ursprüngliche Länge fast wieder erreicht. Dieser ganze Vorgang dauert, wie der an der wagrechten Linie angebrachte Zeitmassstab von Hundertelsecunden sehen lässt, ungefähr $^1/_{10}$ Secunde, wovon etwa die Hälfte auf die Zusammenziehung, die Hälfte auf die Wiederausdehnung geht. Eine minime Spur von Zusammenziehung bleibt aber in der Regel nach einer Zuckung noch eine längere Zeit zurück. Beim Froschmuskel und wahrscheinlich beim Warmblütermuskel ebenso ist die Dauer der Zuckung abhängig von der Temperatur. Durch Abkühlung kann sie weit über $^1/_{10}$ Secunde ausgedehnt und durch Erwärmung weit unter $^1/_{10}$ Secunde herabgemindert werden.

In der Raschheit der Zuckungen zeigen die Muskeln verschiedener Thierspecies auch grosse Verschiedenheiten. Die menschlichen Muskelfasern insbesondere zucken wohl etwas rascher als die des Frosches, auf die sich die obigen Zeitangaben beziehen. Manche Thiere, namentlich Kaninchen und Vögel, besitzen zweierlei Muskeln, trägere, die roth, und raschere, die weiss aussehen.

Es ist von vornherein zu erwarten, dass die Höhe des Gipfels einer Zuckungscurve über der Grundlinie oder der Betrag der Verkürzung des Muskels von der Intensität des Reizanstosses, also bei elektrischer Reizung von der Stärke des elektrischen Schlages abhängig ist. Bei experimenteller Prüfung zeigt sich indessen, dass dies nur in sehr beschränktem Maasse der Fall ist. In der That, lässt man zunächst sehr schwache und dann immer stärkere Schläge einwirken, so erhält man zuerst gar keine Zuckung, dann von einem

gewissen sehr kleinen Werthe der Schlagstärke an kleine, eben merkliche Zuckungen, die mit der Schlagstärke an Höhe wachsen; aber schon sehr bald ist ein Maximum erreicht, über welches hinaus die Zuckung nun nicht mehr wächst, wenn man auch die Stärke des Schlages noch mehrere hundert Male grösser macht. Dieses Verhalten der Muskelfaser ist um so räthselhafter, als mit dem Maximum der Zuckung keineswegs etwa die Verkürzung erreicht ist, welcher die Faser vermöge ihres mechanischen Baues überhaupt fähig ist. Im Gegentheil beträgt die Verkürzung bei der maximalen Zuckung in der Regel nicht mehr als etwa $^1/_5$ der Faserlänge, während sich dieselbe im Tetanus und bei der Wärmestarre, wie schon oben bemerkt wurde, um nahezu $^3/_5$ ihrer Länge verkürzen kann. Zu diesem im Mechanismus der Faser begründeten Maximum der Verkürzung kann dieselbe durch einen einzelnen momentanen Reizanstoss überall nicht gebracht werden, mag derselbe so gewaltig sein, wie er will. Die vorstehenden Zahlenangaben beziehen sich zunächst auf Froschmuskeln. Beim Muskel des Menschen geht die Summirung der Zuckungen sehr viel weiter. Die Verkürzung im Tetanus resp. die bei verhinderter Verkürzung erreichte Spannung kann hier das 10fache von der betragen, welche in einer maximalen Einzelzuckung erreicht wird. Die Einzelzuckung ist beim Menschenmuskel verhältnissmässig eben sehr klein.

Bei einem Muskels nämlich beim Froschherzen hat man trotz der sorgfältigsten Abstufung der Reizstärke untermaximale Zuckungen noch nicht hervorbringen können. Es zuckt auf einen Reizanstoss entweder gar nicht oder maximal.

Lässt man auf einen Muskel, während eine Zuckung im Gange ist, einen zweiten elektrischen Schlag wirken, so zieht er sich mehr zusammen als bei einer einzelnen maximalen Zuckung; lässt man dann einen dritten Schlag wirken, so geht die Zusammziehung noch weiter u. s. f., so jedoch, dass jeder folgende Reizanstoss weniger zur Zusammenziehung hinzufügt als der vorhergehende und dass, wenn die Reihe von Schlägen fortgesetzt wird, bald eine Grenze der Zusammenziehung erreicht wird. Folgen die Schläge langsam aufeinander, so sieht man bei graphischer Darstellung zwischen je zwei Schlägen den Zeichenstift wieder etwas sinken, folgen sie aber schnell aufeinander, etwa 20—30 in jeder Secunde; so kommt es zu jener ausgiebigen dauernden, anscheinend gleichmässigen Zusammenziehung des Muskels, die schon früher als Tetanus beschrieben ist. Derselbe erscheint somit nunmehr als das Ergebniss der Summirung von einzelnen Zuckungen.

In der Regel wird, wie wir sahen, die Muskelerregung von der

Nervenfaser aus verursacht, welche nur an einem Punkte, wo sie mit der Muskelfaser in Verbindung tritt, auf dieselbe erregend wirken kann. Da aber auch bei dieser Erregungsweise die ganze Muskelfaser in den Erregungszustand übergeht, so muss dies Gebilde neben der Reizbarkeit noch die Fähigkeit besitzen, den an irgend einer Stelle in ihm entstandenen Erregungszustand fortzupflanzen. Die Erregung geht indessen nie von einer Faser auf die andere über, weder der Länge noch der Quere nach. Diese Fortpflanzung geschieht keineswegs etwa mit blitzähnlicher, sondern mit sehr mässiger Geschwindigkeit, welche mit ziemlicher Genauigkeit beim Ablaufe einer durch elektrischen Reizanstoss ausgelösten Zuckung bestimmt werden kann. Um von vornherein sicher zu sein, dass die Muskelfasern nicht an allen Stellen gleichzeitig gereizt werden, beschränkt man den elektrischen Schlag auf eine kleine Strecke am einen Ende eines möglichst langfaserigen Muskels. Der Sartorius des Frosches ist hierzu sehr geeignet, weil bei ihm alle Fasern stetig vom einen bis zum andern Ende gehen. Liegt der Muskel wagrecht auf einer festen Unterlage, so kann man seine mit der Verkürzung einhergehende Verdickung an verschiedenen Stellen sichtbar machen, indem man an diesen Stellen leichte Hebelchen auf ihn auflegt, die mit der Verdickung der betreffenden Stellen sich erheben müssen, und wenn die Auflagerungsstelle dem Drehpunkt nahe, die freie Spitze des Hebels von diesem Punkte weit entfernt liegt, so zeigt letztere durch ihre Erhebung die Verdickung in sehr vergrössertem Massstabe an. Lässt man auf diese Weise zwei Hebelspitzen ihre Erhebungen an eine rasch vorübergeführte Zeichenfläche anschreiben, so kann man bemerken, dass sich der der gereizten Stelle näher aufliegende Hebel früher erhebt als der von ihr entfernter aufliegende. Kennt man die Entfernung der Auflagerungsstellen und die Geschwindigkeit der Zeichenfläche, so kann man aus einem solchen Versuche die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Erregungsprocesses in der Muskelfaser berechnen. An ausgeschnittenen Froschmuskeln hat sich auf diese Weise der Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu etwa 3 ^{m} per Secunde ergeben. An ausgeschnittenen Warmblütermuskeln sind Werthe bis zu 6 ^{m} per Secunde beobachtet, und da diese Grösse beim ausgeschnittenen Muskel rasch abnimmt, lässt sich vermuthen, dass im lebenden Thiere dieselbe wohl noch etwas grösser ist. Beobachtungen über gewisse später zu erörternde elektrische Erscheinungen am Muskel des lebenden Menschen deuten darauf, dass hier die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung vielleicht bis 13 ^{m} per Secunde betragen kann.

Obwohl diese Werthe Grössen von viel niedrigerer Ordnung sind

als die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten physikalischer Agentien, als Schall und Licht in homogenen Medien, so sind sie doch gross genug, um die Annahme zu rechtfertigen, dass selbst bei einer rasch verlaufenden Zuckung in jedem Augenblicke alle Theile der Faser in nahezu gleichem Zustande der Contraction sind. Die einzelne Muskelfaser ist nämlich höchstens 5 cm lang und jede Phase des Erregungszustandes wird also schon nach etwa 0,01″ über die ganze Faser verbreitet sein, selbst wenn sie am Ende entstanden ist. Bei Säugethiermuskeln ist diese Zeit wohl noch kürzer.

Die Versuche über die bei der Zuckung längs der Faser fortschreitende Verdickung haben noch das bemerkenswerthe Resultat ergeben, dass, auch wenn ein elektrischer Strom die ganze Länge der Muskelfaser durchfliesst, der Erregungszustand keineswegs an allen Punkten derselben gleichzeitig entsteht, vielmehr ist beim Hereinbrechen des Stromes in die Faser blos seine Austrittsstelle, Kathode, Sitz der Reizung, von wo aus sich dann die Erregung fortpflanzt. Beim Aufhören des Stromes, sofern dasselbe überall reizend wirkt, ist die Eintrittsstelle, Anode, der Ort des Reizes. Bei einem momentanen Stromstoss ist, wie beim Hereinbrechen eines dauernden Stromes, die Reizung auf die Kathode beschränkt. Auch die oben erwähnte kleine und rasch abnehmende Kontraktion während der Dauer des Stromes findet nur in der Gegend der Kathode statt.

4. Capitel. Chemischer Process und Wärmeentwickelung im Muskel.

Schon aus Betrachtungen allgemeinster Art lässt sich der Schluss ziehen, dass bei der Erregung des Muskels chemische Processe in demselben verlaufen müssen, und zwar solche, bei welchen von chemischen Verwandtschaftskräften positive Arbeit geleistet wird, d. h. bei welchen im Grossen und Ganzen einander anziehende Atome dieser Anziehung Folge geben. In der That hat sich gezeigt, dass ein Muskel bei jeder Zuckung oder Tetanisirung eine Veränderung an den ihn umgebenden Körpern hervorbringen, z. B. Massen in Bewegung setzen oder Lasten heben, d. h. Kräfte überwinden kann. Wenn nun, wie es auf den ersten Blick den Anschein hat, der Muskel nach Ablauf des Actes ganz genau dasselbe Ding wäre wie vorher, so hätten wir in dem Muskelacte eine Wirkung ohne Ursache oder im Muskel das „perpetuum mobile“ vor uns. Veränderungen der gedachten Art, wie Erhebung von Lasten oder Bewegungserzeugung, können nicht stattfinden, ohne dass eine Ver-

änderung der entgegengesetzten Art, wie Annäherung einander anziehender Körper oder Verzögerung von Bewegung, geschieht. So muss z. B. an einem über eine Rolle geschlungenen Faden das eine Gewicht sinken, wenn das andere steigen soll, und um einen Mühlstein in Bewegung zu setzen, wird der Wasserstrom, der an das Rad anprallt, verzögert. Es müssen also auch im Muskel irgendwelche anziehende Kräfte positiv gewirkt haben, um die Wirkung auf äussere Körper möglich zu machen. Selbstverständlich kann man nur an chemische Anziehungskräfte denken. Es muss also der Muskel, nachdem er eine Zuckung oder einen Tetanus vollführt hat, in seiner chemischen Constitution doch nicht mehr genau dasselbe sein wie vorher.

Die soeben aus den allgemeinsten Principien der Mechanik gezogene Folgerung wird wesentlich gestützt durch alltäglich anzustellende Beobachtungen am eigenen Körper. Wenn man nämlich eine Muskelgruppe wiederholt zu energischen Leistungen gebraucht hat, so merkt man leicht, dass dieselbe nicht mehr genau dasselbe Ding ist wie zu Anfang, denn sie folgt einem neuen Willensimpulse nicht mehr mit derselben Energie, sie ist, wie man sich auszudrücken pflegt, „ermüdet“. Im lebenden Körper würde es zwar nicht einmal geradezu wunderbar sein, wenn der Muskel unmittelbar nach der Leistung wieder ganz das ursprüngliche Ding wäre, da die nach allgemeinen Grundsätzen zu fordernde chemische Veränderung durch den Wechselverkehr mit dem den Muskel durchspülenden Blute rückgängig gemacht sein könnte. Die zu fordernde ursächliche Veränderung würde damit einen Schritt weiter verlegt sein und als eine Veränderung der Blutmasse erscheinen. Bei gewissen während des ganzen Lebens in mässiger Thätigkeit begriffenen und sehr reichlich mit Blut versorgten Muskelgruppen, wie z. B. den Athemmuskeln und dem Herzen, ist dies in der That der Fall. Die fühlbare Ermüdung sehr angestrengt arbeitender Muskeln überzeugt uns aber eben ganz unmittelbar von der in der Thätigkeit stattfindenden chemischen Aenderung derselben.

Noch auffälliger muss sich natürlich bei einem dem Wechselverkehr mit dem Blute entzogenen isolirten Muskel diese als „Ermüdung“ bezeichnete chemische Aenderung zeigen. In der That gewahrt man an einem solchen bei einer Reihenfolge wiederholter, namentlich tetanischer Reizungen, dass er auf die späteren nicht mehr so energisch antwortet als auf die ersten. Die Verkürzung wird allmählich immer kleiner und bleibt zuletzt ganz aus.

Es ist sehr bemerkenswerth, dass diese allmähliche Verminderung der Leistungsfähigkeit eines isolirten Muskels in erster Linie nicht auf

Rechnung der Erschöpfung des zum chemischen Processe bereitliegenden Materials beruhen kann. Ein Muskel nämlich, bei dem durch Ermüdung die Zuckungshöhe schon sehr beträchtlich abgenommen hat, kann noch sehr viele Zuckungen von diesem kleinen Betrage ausführen. Es muss also in ihm sicher noch weit mehr Material zu dem chemischen Process vorräthig sein, als bei einer noch so energischen Zuckung verbraucht wird. Die Unfähigkeit des ermüdeten Muskels zu Contractionen von der ursprüglichen Ausgiebigkeit beruht offenbar darin, dass die von den früheren Erregungen herrührenden Zersetzungsproducte ein Hinderniss für die Zusammenziehung bilden. Dies wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass ein stark ermüdeter Muskel sich wieder einigermassen erholt und zu stärkeren Zuckungen wieder befähigt wird, wenn man seine Blutgefässe mit indifferenten Flüssigkeiten ausspült. Eine solche ist übrigens keineswegs etwa reines (destillirtes) Wasser. Dies macht die Muskelfaser quellen und tödtet sie. Hingegen verhält sich eine Kochsalzlösung von 0,6 % ganz unschädlich, weil ihre Concentration etwa derjenigen der natürlichen Tränkungsflüssigkeit des Muskelgewebes entspricht und daher keine störenden Diffusionen verursacht. Besonders günstig wirkt Durchspülung des Muskels mit solcher Kochsalzlösung, wenn derselben Sauerstoffhämoglobin beigemengt ist, vielleicht weil dadurch die störenden Zersetzungsproducte weiter oxydirt und in leichter ausspülbare Verbindungen verwandelt werden. Auch durch blosses Ausruhen kann sich ein ausgeschnittener ermüdeter Muskel etwas wieder erholen. Lässt man nämlich einen solchen durch regelmässig wiederholte Reizanstösse eine lange Reihe von Zuckungen machen, so nimmt ihre Höhe allmählich sehr regelmässig ab. Wenn man dann aber eine längere Ruhepause eintreten lässt, so sind die nächstfolgenden Zuckungen wieder etwas höher. Vielleicht kann eben ein Theil der störenden Zersetzungsproducte schon ohne Ausspülung aus der Muskelfaser in die Gewebslücken austreten.

Hier liegen vielleicht die Anfänge zur Lösung des Räthsels, wie es kommt, dass der chemische Process der Erregung, der wohl am ersten einer Fermentation verglichen werden dürfte, einmal durch einen momentanen Reizanstoss in Gang gesetzt, nicht bis zur Erschöpfung des vorräthigen Materials fortschreitet, sondern sehr bald stillsteht. Es sind eben wahrscheinlich die Producte des Processes selbst, die das Fortdauern desselben verhindern. Nun müssen freilich Veranstaltungen gegeben sein, vermöge deren auch ohne Hülfe des Blutkreislaufes die den Erregungsprocess hemmenden Stoffe aus dem Wege geräumt oder wieder unschädlich gemacht werden, so lange

sie noch nicht gar zu massenhaft gebildet sind. Denn nachdem die Erregung erloschen ist, kann sie auch in einem ausgeschnittenen Muskel durch einen neuen Reiz doch wieder hervorgerufen werden. Vielleicht geschieht die Beseitigung der hemmenden Zersetzungsproducte hauptsächlich durch fernere Verbrennung derselben, wie soeben schon angedeutet wurde.

Eine andere Erfahrung des alltäglichen Lebens, die gleichfalls auf chemische Processe im thätigen Muskel deutet, besteht darin, dass Anstrengung grösserer Muskelgruppen, z. B. einfach das Ersteigen einer Treppe, sofort das Athmungsbedürfniss steigert. Wenn dies, wie doch anzunehmen eine zweckmässige Einrichtung ist, so muss man daraus schliessen, dass die Muskelarbeit dasjenige Zersetzungsproduct liefert, welches durch die Athmung aus dem Körper entfernt wird — dies ist aber die Kohlensäure. Diese bei Betrachtung des Gesammtorganismus sich aufdrängende Vermuthung ist durch Versuche am einzelnen Muskel bestätigt worden. Einerseits hat man beobachtet, dass das aus einem Warmblütermuskel ausströmende venöse Blut mehr Kohlensäure führt, wenn der Muskel erregt, als wenn er in Ruhe ist. Andererseits ist auch an ausgeschnittenen Froschmuskeln Kohlensäurebildung bei der Erregung mit Sicherheit nachgewiesen.

Neben der Entstehung von Kohlensäure ist die Entstehung von Milchsäure bei der Muskelerregung nachgewiesen. Diese ertheilt einem lange gereizt gewesenen Muskel eine deutlich saure Reaction, welche dem geruhten Muskel nicht eigen ist, dessen Saft eher etwas alkalisch reagirt.

Die bei der Muskelerregung nachgewiesene Bildung von Kohlensäure ist ein Process solcher Art, wie ihn die allgemeinen mechanischen Betrachtungen forderten, d. h. bei welchem mächtige chemische Anziehungskräfte positive Arbeit leisten, denn die Kohlensäure ist ja diejenige Verbindung der einander stark anziehenden Kohlenstoff- und Sauerstoffatome, wo sie am innigsten verbunden sind. Die Bildung von Kohlensäure, aus was für anderen Verbindungen sie auch entstehen mag, ist also eine Veränderung, welche als ursächliches Aequivalent für die durch den Muskel an deren Körpern hervorgebrachten Veränderungen, als Hub von Lasten, Bewegung von Massen etc., dienen kann.

Das Material zur Bildung von Kohlensäure und Milchsäure im Muskel geben nicht etwa, wie auf den ersten Blick zu erwarten wäre, die in ihm am reichlichsten vertretenen Eiweisskörper her, sondern die jederzeit nur in sehr kleinen Mengen vorhandenen stickstofffreien Körper, insbesondere wohl die Kohlehydrate. Da die Bildung von

Kohlensäure füglich ein Verbrennungsprocess im allgemeineren Sinne des Wortes genannt werden darf, so kann der eben ausgesprochene Satz auch so ausgedrückt werden: der Muskel ist eine wesentlich aus eiweissartigen Körpern aufgebaute Maschine, in welcher als Kraft erzeugendes Brennmaterial stickstofffreie Verbindungen verbrennen — ähnlich wie eine Locomotive eine aus Eisen gebaute Maschine ist, in welcher die jederzeit nur in geringer Menge darin befindliche Kohle als krafterzeugendes Brennmaterial wirkt. Der Beweis für diesen Satz lässt sich auf Erscheinungen am Gesammtorganismus gründen. Man hat nämlich beobachtet, dass noch so grosse Arbeitsleistung desselben die Menge der Zersetzungsproducte von Eiweisskörpern durchaus nicht steigert, in hohem der Arbeitsleistung ganz entsprechenden Maasse dagegen die Menge der Zersetzungsproducte stickstofffreier Verbindungen und insbesondere der Kohlensäure. Zur vollen Sicherheit ist der Beweis durch Versuche folgender Art gebracht. Ein Mensch leistet während einer gewissen Zeit mit seinen Muskeln einen sehr grossen gemessenen Betrag von Arbeit, und aus seinen Harnbestandtheilen ist ermittelt, wie viel Eiweiss während dieser Zeit in seinem Körper verbrannt ist. Aus der Verbrennungswärme der Eiweissmenge kann man die Arbeit berechnen, welche die chemischen Verwandtschaftskräfte dabei leisten. Da sich nun diese Arbeit bedeutend kleiner fand, als die von dem menschlichen Körper wirklich geleistete mechanische Arbeit, so kann diese nicht durch die Verbrennung der Eiweisskörper, sondern muss durch Verbrennung anderer (stickstofffreier) Verbindungen verursacht sein.

Die Entstehung von Kohlensäure und Milchsäure geschieht im Muskel nicht in der Weise, dass sich bis dahin ganz frei gewesener Sauerstoff mit dem Kohlenstoffe der Kohlehydrate oder anderer kohlenstoffhaltiger Körper verbindet. Vielmehr ist der in der Kohlensäure und Milchsäure des erregten Muskels enthaltene Sauerstoff jedesfalls schon vorher in irgend einer lockeren Verbindung gewesen, denn der leistungsfähige isolirte Muskel enthält keinen freien Sauerstoff und bedarf auch keines solchen in seiner Umgebung. Er kann erregt werden und Kohlensäure bilden in Räumen, welche gar keinen freien Sauerstoff enthalten, sogar z. B. im Vacuum.

Der Kohlensäure und Milchsäure bildende Process ist also nicht eine Verbrennung im allereigentlichsten Sinne des Wortes, sondern er ist der Zerfall eines complicirteren Moleküles (etwa wie in der Gährung), wobei der darin enthaltene Sauerstoff mit dem Kohlenstoffe in die innigste Verbindung tritt. Der so zerfallende Stoff entsteht wahrscheinlich aus Kohlehydraten oder Fetten, die oben schon

als das vermuthliche Brennmaterial bezeichnet wurden. Doch ist er selbst wohl eine complicirtere chemische Verbindung, in welche noch locker gebundener Sauerstoff irgendwie eingeht. Der Muskel entzieht nämlich dem durchströmenden Blute freien Sauerstoff, und namentlich thut er dies in ruhendem Zustande, in welchem das Material zu den im Erregungsprocesse stattfindenden Zersetzungen aufgebaut werden muss.

Die Kohlensäure und andere Producte liefernden Zersetzungsprocesse stehen übrigens im Muskel auch während der Ruhe nicht ganz still. Darauf deuten manche am Gesammtorganismus beobachteten, später in anderem Zusammenhange zu erörternden Erscheinungen; ganz direct aber ist es bewiesen durch die Thatsache, dass das aus einem Muskel abfliessende venöse Blut, auch wenn dieser in Ruhe ist, mehr Kohlensäure führt als das zufliessende arterielle, jedoch ist der Unterschied bei Weitem kleiner als während des Erregungszustandes.

Bei jedem chemischen Processe, bei welchem überwiegend chemische Anziehungskräfte zur Wirkung kommen, „positive Arbeit leisten" — und solcher Art sind ja eben die Processe im erregten Muskel — muss diese Wirkung entweder in Erzeugung von Bewegung oder in Ueberwindung entgegenwirkender Kräfte bestehen. Eine solche Wirkung besteht nun bei den chemischen Processen des Muskels eben in den mechanischen Leistungen desselben. Es ist aber kaum denkbar, dass die Wirkung von molekularen chemischen Anziehungskräften ausschliesslich in Bewegung ganzer Massen bestehen sollte; immer wird ein mehr oder weniger grosser Theil derselben in der Form jener ungeordneten Molekularbewegung zum Vorschein kommen, welche wir Wärme nennen. Dies ist ja auch bei der Dampfmaschine, Gaskraftmaschine und bei den elektrodynamischen Maschinen der Fall. Ebenso ist auch beim Muskel zu erwarten, dass neben der mechanischen Leistung Wärme entwickelt wird. Hierauf deutet nun in der That schon die allgemein bekannte, am eigenen Körper zu beobachtende Erscheinung, dass durch energische Anstrengung der Muskulatur das Bedürfniss nach Wärmeabgabe, d. h. also die Wärmeerzeugung gesteigert wird. Man hat aber auch an ganz isolirten Muskeln, namentlich von Kaltblütern, die Wärmeentwickelung durch Beobachtung einer dabei eintretenden Temperaturerhöhung direct nachgewiesen.

Versuche der letzterwähnten Art haben, namentlich quantitativ angestellt, ein sehr grosses Interesse aus folgendem Grunde. Wenn man den Muskelact so verlaufen lässt, dass schliesslich alle zeitweise ausgeübten mechanischen Effecte unter Vermittellung von Wider-

ständen des Muskels selbst wieder rückgängig gemacht sind, so kann der ganze Effect der chemischen Arbeit in nichts Anderem als in Erzeugung von Wärme im Muskel bestehen. Die dazu nöthigen Veranstaltungen sind einfach die, welche ohnehin bei den meisten künstlichen Zuckungsversuchen schon getroffen zu werden pflegen. Der Muskel hebt oder wirft bei der Zuckung oder Tetanisirung ein an ihm befestigtes Gewicht in die Höhe und dies fällt nach Beendigung des Actes wieder herunter und erschüttert den Muskel dabei mit der ganzen Wucht des Falles aus der Höhe, auf welche es gestiegen war. Die nun im Muskel theils unmittelbar, theils mittelbar durch die Erschütterung oder Zerrung entwickelte Wärme, als einziger Effect der chemischen Arbeit, ist dann also geradezu ein Maass für den Betrag dieser Arbeit, d. h. ein Maass für den Betrag der Zersetzung oder Verbrennung.

Durch geeignete thermoelektrische Vorrichtungen gelingt es wirklich, von der bei einem so geleiteten Muskelacte entstandenen Wärmemenge wenigstens annähernd eine Vorstellung zu gewinnen, und durch Vergleichung derselben unter verschiedenen Umständen haben sich höchst bemerkenswerthe Resultate herausgestellt. Vor Allem ist der überraschende und für die Natur der Muskelsubstanz fundamentale Satz auf diese Weise bewiesen, dass der Betrag des durch einen Reizanstoss von bestimmter Stärke ausgelösten chemischen Umsatzes sehr verschieden ausfällt je nach den äusseren Umständen, unter welchen sich der gereizte Muskel zusammenzieht. Je grössere Widerstände sich der Zusammenziehung des Muskels entgegenstellen, sei es in Form zu bewegender Masse, sei es in Form spannender Gegenkräfte, desto mehr Wärme wird bei der Zuckung frei, desto mehr Brennstoff wird also verbraucht. Man hat hierin eine überaus zweckmässige Einrichtung der Muskelsubstanz vor Augen. Sie zeigt sich als eine Maschinerie, welche, ohne dass eine Verstärkung des äusseren Antriebes — Reizes — nöthig wäre, ganz von selbst gegen grössere Hindernisse mehr Mittel aufbietet, um sie zu überwinden; ähnlich wie die neueren Gasmotoren um so mehr Gas schöpfen gegen je grösseren Widerstand sie arbeiten.

Die freilich noch nicht ganz genau bestimmten absoluten Werthe der bei Muskelzuckungen entwickelten Wärmemengen sind, wie zu erwarten ist, sehr klein. Bei einer möglichst energischen Zuckung von 1 ^{gr} unermüdeter Froschmuskelsubstanz gegen grossen Widerstand wird etwa eine Wärmemenge gebildet, welche ausreicht, um die Temperatur von 3 ^{mgr} Wasser von 0^0 auf 1^0 zu erhöhen — eine Wärmemenge von drei sogenannten „Mikrokalorien“. Zur Erzeugung

dieser Wärmemenge würde die Verbrennung von etwa 0,0008 mgr Kohlehydrat oder von 0,0003 mgr Fett erforderlich sein. Man sieht also, wie ausserordentlich kleine Mengen von Brennmaterial ausreichen, um eine energische Zuckung hervorzubringen, und man wird es nicht mehr räthselhaft finden, dass die geringen Vorräthe von stickstofffreien Verbindungen, welche in einem ausgeschnittenen Muskel vorhanden sind, doch genügen, um noch viele energische Zuckungen möglich zu machen. In weniger energischen Zuckungen wird noch viel weniger Brennmaterial aufgebraucht.

Jene Wärmemenge, durch welche die Temperatur von 3 mgr Wasser von 0° auf 1° erhöht werden kann, stellt eine Summe von Bewegungsenergie dar, welche nach dem bekannten Werthe des mechanischen Wärmeäquivalentes (= 425) durch die Arbeit von 1275 Grammmillimeter hervorgebracht werden kann. So gross muss also etwa die Arbeit der chemischen Anziehungskräfte zwischen Sauerstoffatomen einer-, Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen andererseits sein, welche bei einer kräftigen Zuckung in 1 gr Muskelsubstanz geleistet wird. Bei einer solchen Zuckung kann nun möglicherweise ein äusserer mechanischer Effect hervorgebracht sein, welcher einer Arbeit von mehr als 300 grmm, also etwa einem Viertel der von den mechanischen Kräften geleisteten Arbeit entspricht. Es kann mit anderen Worten bei der Muskelzusammenziehung unter günstigen Umständen reichlich der vierte Theil der Arbeit chemischer Kräfte für äussere mechanische Wirkungen verwendet werden, und wenn diese wirklich bleibend ausgeübt werden, kommt natürlich ein entsprechend geringerer Betrag von Wärme im Muskel zum Vorschein. Da nun die Hervorbringung der mechanischen Wirkung und nicht die Bildung von Wärme der eigentliche Zweck der chemischen Processe im Muskel ist, so wird man die Organisation dieser Substanz für um so zweckmässiger halten müssen, ein je grösserer Bruchtheil der chemischen Arbeit für jenen Zweck verwendet werden kann. Der Werth, welchen wir dafür soeben gefunden haben und der ein Viertel öfters noch etwas übertrifft, erscheint sehr gross, wenn wir künstliche Vorrichtungen zum Vergleich heranziehen, in welchen durch die Arbeit chemischer Kräfte mechanische Wirkungen hervorgebracht werden. Bei den best construirten Dampfmaschinen z. B. kann nicht einmal ein Zehntel der Arbeit chemischer Kräfte für die mechanische Wirkung verwendet werden. Es zeigt sich somit die Muskelsubstanz — wie nicht anders zu erwarten war — in ökonomischer Ausnutzung des Brennmateriales jenen künstlichen Vorrichtungen bei Weitem überlegen.

Die Vorstellung von der Natur des Tetanus, welche weiter oben

entwickelt wurde, lässt voraussehen, dass während der ganzen Dauer eines solchen ein analoger, mit Wärmeentwickelung verknüpfter chemische Process im Muskel statt hat wie im Acte der Verkürzung, obwohl eine weitere mechanische Arbeit nicht mehr geleistet wird. Der thermometrische Versuch bestätigt diese Voraussicht, lässt aber zugleich sehen, dass der Process nicht so intensiv ist wie bei der Zusammenziehung, denn es wird in einer bestimmten Zeit, z. B. in zwei Secunden, in einem Muskel weniger Wärme entwickelt, wenn er während dieser Zeit in andauerndem Tetanus erhalten wird, als wenn er während derselben mehrere Male sich zusammenzieht und wieder ausdehnt.

Ueberlässt man einen dem Blutkreislaufe entzogenen Muskel sich selbst, so verliert er nach und nach seine Erregbarkeit, er stirbt. Das sichtbare Zeichen des eingetretenen Todes ist die Starre, bedingt durch die Gerinnung des Inhaltes des Sarkolemmschlauches, der während des Lebens sicher wenigstens zum Theil flüssig ist. Der starr gewordene Muskel ist trübe und brüchig.

Verursacht wird diese Gerinnung durch dieselben oder ganz analoge, aber sehr langsam verlaufende chemische Processe, wie sie bei der Erregung vor sich gehen, daher der erstarrte Muskel auch sauer reagirt. Es deutet hierauf ferner die Thatsache, dass häufige Erregung den Eintritt der Starre beschleunigt. Ebenso beschleunigt hohe Temperatur, wie alle chemischen Processe, so auch den Eintritt der Muskelstarre. Bei gewissen Temperaturen tritt sie im Laufe von einigen Secunden ein (Siehe S. 24.) Auch entwickelt sich bei der Todesstarre Wärme.

Unter den Bedingungen, unter welchen sich gemeiniglich menschliche Leichname befinden, tritt die Todesstarre meist einige (5—6) Stunden nach dem letzten Athemzuge ein.

Anhang.

Ueber einige andere contractilen Gebilde.

Die glatten Muskelfasern stimmen, soweit man sie untersucht hat, in allen wesentlichen physiologischen Eigenschaften mit den quergestreiften überein, nur dass der Erregungsprocess darin bedeutend langsamer verläuft.

Die Protoplasmaklümpchen, z. B. die weissen Blutkörperchen, sieht man mannigfaltige Bewegungen ausführen, ohne nachweisliche äussere Ursache. Sie strecken Fortsätze aus und ziehen sie wieder

zurück. Sie verändern auch ihren Ort durch Vermittelung solcher Gestaltänderungen. Lässt man die Reize, welche den Muskel zur Zusammenziehung bringen (elektrische Schläge, gewisse Temperaturen etc.), auf ein Protoplasmaklümpchen einwirken, so strebt es der Kugelgestalt zu, zieht namentlich alle Ausläufer zurück. Bei höheren Temperaturen (einige und 40°) erstarrt das Protoplasma ganz wie der Muskel. Auch der natürliche Tod des Protoplasma ist durch den Eintritt der Starre bezeichnet. Im Protoplasma von frei lebenden Infusorien hat man sehr regelmässige rhythmische Zusammenziehungen einzelner Partien beobachtet, deren Häufigkeit mit steigender Temperatur bis zu einem gewissen Punkte zunimmt, so dass einem gewissen Temperaturgrade eine ganz bestimmte, für die ganze Species gültige Anzahl von Contractionen in der Zeiteinheit zukommt.

Die Flimmercilien auf gewissen Epithelien und an anderen Orten sind in fortwährendem Oscilliren begriffen. Es scheint, dass die Cilie auf der einen Seite aus Protoplasma, auf der andern aus einer rein physikalisch-elastischen Substanz besteht. Contrahirt sich das Protoplasma, so biegt sich die Cilie nach der einen Seite, und lässt die Contraction nach, so geht sie zurück nach der andern. Es mögen bei den Flimmercilien des Frosches etwa 12 solche Schwingungen auf die Secunde gehen. Der Schwung nach der Seite des contractilen Protoplasma geschieht nicht so schnell wie der rein elastische Rückschwung, daher nach der Seite des letzteren an einer mit Flimmercilien besetzten Schleimhautfläche gelegene leichte Körperchen bewegt werden, so lange die sämmtlichen Cilien derselben in Uebereinstimmung schwingen. Wie diese Uebereinstimmung und sozusagen wellenartige Fortpflanzung der Schwingungsphasen über die Schleimhautfläche zu Stande kommt, ist durchaus räthselhaft, da die Zellen keinen Zusammenhang untereinander haben. Dass gleichwohl eine Einwirkung der einen auf die andere stattfindet, geht daraus hervor, dass die regelmässige Schwingung der Cilien aufhört, wenn die der in der Fortpflanzungsrichtung hinter ihnen gelegenen benachbarten getödtet werden. Es ist erstaunlich, welche Kräfte diese kleinen Motoren ausüben können. Legt man auf einen aufwärts gekehrten Froschgaumen ein kleines Holzplättchen, so wandert es mit einer Geschwindigkeit, welche oft 1 ^{mm} per Secunde übersteigt, nach dem Schlundende zu. Es kann dabei sogar noch ein Gewicht heben, das man durch einen Faden daran knüpft. Ein cm^2 einer solchen Schleimhaut soll in einer Minute 6,8 Grammmeter Arbeit leisten können.

Die Thätigkeit der Flimmercilien bedarf freies Sauerstoffes; wenn dieser fehlt, hört sie bald auf. Ebenso hört die Bewegung auf, wenn die Reaction der umspülenden Flüssigkeit stark sauer oder stark

alkalisch ist. Wenn die Cilien durch Säure zur Ruhe gebracht sind, können sie durch Alkali wieder in Bewegung gesetzt werden. Ebenso können sie durch Säuren wieder angeregt werden, wenn sie durch Alkali zum Stillstand gekommen waren.

Die contractile Substanz der Flimmercilien erstarrt von selbst beim natürlichen Absterben, sie kann auch durch ungefähr dieselben Temperaturen wie der Muskel momentan zur Starre gebracht werden.

Im menschlichen Körper kommt die Flimmerbewegung vor an der Nasenschleimhaut mit Ausschluss der *regio olfactoria*, an der Schleimhaut der Luftröhre und Bronchien bis zu den Lungenalveolen, ferner im Thränencanal in der *tuba Eustachii* und der Paukenhöhle an einigen Stellen des Genitalapparates und in den Höhlen des centralen Nervensystems. Bei der Flimmerbewegung der Respirationsschleimhaut liegt die grosse Wichtigkeit für das Leben klar vor Augen. Sie bringt nämlich in der Luftröhre und ihren Verzweigungen einen Schleimstrom nach der Stimmritze hin zu Stande, welcher den angeklebten Staub mit führt, so dass dieser von Zeit zu Zeit durch Räuspern und Husten entfernt werden kann. Die Richtung des Stromes an der Oberfläche der Nasenschleimhaut geht gegen den Rachenraum.

2. Abschnitt. Verwendung der Muskelarbeit.

1. Capitel. Von den Knochenverbindungen.

I. Allgemeines.

Wir haben nunmehr zu untersuchen, in welcher Weise im Einzelnen die durch das vorige Capitel erwiesene Arbeitsfähigkeit der Muskelfasern nutzbar gemacht wird, d. h. dem thierischen Subjecte die Möglichkeit verschafft, verändernd in die mechanischen Vorgänge der Aussenwelt einzugreifen. Es kommen also hier nur diejenigen Muskeln zur Sprache, welche unmittelbar durch cerebrospinale Nervenfasern erregt werden, denn nur sie gehorchen dem Willensimpuls und können allein den bewussten Zwecken des Subjectes dienen. Die durch sie hervorgebrachten Bewegungen nennt man daher auch willkürliche Bewegungen oder animale. Sämmtliche hierhergehörige Muskeln bestehen aus quergestreiften Fasern. Wir schliessen daher die aus glatten Fasern bestehenden Muskeln von der jetzigen Untersuchung ganz aus. Sie sind vom Sympathicus abhängig, daher dem Willen nicht direct unterworfen (vielleicht mit Ausnahme der Iris), und finden zum grossen Theil obendrein in der vegetativen Sphäre ihre Verwendung, bei deren Behandlung ihre Leistungen zu besprechen sein werden. Die Leistungen anderer glatten Muskelfasern gehören in die Lehre von den Sinneswerkzeugen.

Es ist aus der Anatomie bekannt, dass allemal viele quergestreifte Muskelfasern parallel nebeneinanderliegend durch Bindegewebe zu Bündeln vereinigt sind, und dass mehrere solcher Bündel, die nicht immer parallel und gleich lang sind, sich zu einer höheren, anatomisch gesonderten Einheit gruppiren, die man in der Anatomie einen Muskel nennt. Jede Faser läuft an beiden Enden in einen Fortsatz aus, der wesentlich aus blossem Bindegewebe besteht und dessen Länge von mikroskopischer Kleinheit bis zu vielen Centimetern wechseln

kann. In der Regel sind die zu einem Muskel gehörigen Fortsätze fester mit einander verbunden als die Muskelfasern selbst und ihr Inbegriff bildet dann die Sehne. Vermittelst dieser Fortsätze ist jeder Muskel an seinen beiden Enden mit ihm fremden Theilen verbunden, welche seine active Zusammenziehung einander nähert. Indem dies geschieht, den Kräften zum Trotz, welche die Theile in ihrer Entfernung zu erhalten streben (wäre es auch nur die Trägheit ihrer Masse), leistet der Muskel Arbeit. Weitaus die meisten der willkürlichen Muskeln sind in dieser Art mit beiden Enden an Knochen angeknüpft, die ihrerseits wieder an irgend einer Stelle dergestalt verbunden sind, dass sie nicht jede beliebige, sondern nur gewisse gegenseitige Bewegungen ausführen können. Das System der sämmtlichen verbundenen Knochen — das Skelet — ist also die Maschine, mit deren Hilfe die Muskelkräfte vorzugsweise auf die Aussenwelt einwirken.

Das Material des Skeletts ist die Knochensubstanz. Sie besteht aus organischen Stoffen, unorganischen Salzen und Wasser. Der Wassergehalt ist gering, meist weniger als 10%; er scheint bei verschiedenen Knochen sehr verschieden zu sein. An organischen Stoffen enthält der Knochen wesentlich eine durch Kochen mit Wasser in Leim übergehende Verbindung. Von unorganischen Salzen ist vorzugsweise Kalkphosphat im Knochen, daneben geringe Mengen von Kalkkarbonat und Magnesiumphosphat. Die trockene Knochensubstanz besteht etwa zu 30% aus organischen Verbindungen zu 70% aus den genannten Salzen. Für ihre Funktion ist wesentlich die Festigkeit der Knochen von Bedeutung, vermöge deren jeder Knochen als ein absolut starrer Körper angesehen werden kann, der durch die im normalen Leben auf ihn wirkenden Kräfte nur als Ganzes bewegt werden kann, ohne dass seine Form verändert wird.

Eine Ausnahme von diesem Satze dürften allerdings die Rippen machen, und in der That besitzt die Knochenmasse in so dünnen Platten, wie die Rippen sind, einige Nachgiebigkeit gegen Kräfte von der Stärke mässiger Muskelzüge. Sie besitzt dabei eine sehr vollkommene Elasticität, d. h. nimmt ihre ursprüngliche Gestalt vollkommen wieder an, sowie die formverändernde Kraft aufhört zu wirken. Die mechanischen Eigenschaften, namentlich die absolute Festigkeit, sind übrigens für die Knochensubstanz keineswegs constant, sondern sehr veränderlich mit dem Verhältniss der organischen und unorganischen Bestandtheile, das selbst bekanntlich mit dem Alter und anderen Einflüssen bedeutend variirt. So z. B. riss ein Prisma von $1\,\square^{mm}$ Querschnitt aus der Substanz der Fibula eines 30jährigen Mannes erst bei einer Belastung von $15{,}03^{kgr}$, ein gleiches

aus demselben Knochen eines 74jährigen Mannes riss bei 4,33 kgr Belastung.

Die beiden wichtigsten Fragen, die man sich bei jeder Knochenverbindung vorzulegen hat, sind nach dem „Bewegungsmodus" und nach dem „Bewegungsumfang". Unter dem Bewegungsmodus verstehen wir die geometrischen Bedingungen, welchen die Art der Verbindung alle in dem verbundenen Systeme möglichen Bewegungen unterwirft. Z. B. könnte die Verbindung so sein, dass alle möglichen Lagen des beweglich gedachten Knochens bei Feststellung des andern durch Drehung um eine feste Axe müssen hervorgebracht werden können. Die besondere Einrichtung der Verbindung kann dann der Bewegung innerhalb des einmal gegebenen Bewegungsmodus noch bestimmte Grenzen stecken, so dass von den nach den geometrischen Bedingungen wohl möglichen Stellungen des beweglich gedachten Knochens nicht alle in Wirklichkeit von demselben eingenommen werden können. So könnte z. B. in dem obigen Beispiel nur ein Theil der ganzen Drehung (durch einen gewissen Winkel gemessen) wirklich ausführbar sein.

II. Symphysen.

Am menschlichen Skelette kommen zwei derartige bewegliche Verbindungsweisen vor — durch „Symphysen" oder Synchondrosen und durch „Gelenke". Wir setzen hier die anatomische Bildung der Symphysen als bekannt voraus und erinnern nur daran, dass nicht alle anatomisch zu den Symphysen zählenden Verbindungen zu den beweglichen gehören, indem zuweilen die durch sie verbundenen Knochen unter dem Einflusse von Kräften, wie sie im Verlaufe des normalen Lebens vorkommen, nicht merklich ihre gegenseitige Lage verändern. Dahin gehören z. B. die Symphysen zwischen den Beckenknochen, die wir deshalb von unseren Betrachtungen ausschliessen. Auf Bewegung berechnet sind im menschlichen Körper eigentlich nur die Wirbelsymphysen. Das Folgende kann daher gleich speciell auf diese bezogen werden. Die Symphysenbeweglichkeit ist dadurch ausgezeichnet, dass die durch sie verbundenen Knochen eine bestimmte Stellung **stabiles** Gleichgewichtes besitzen, in die sie sofort zurückkehren, sobald die Kraft aufhört zu wirken, welche sie aus derselben entfernte. Es ist die Stellung, bei welcher der verbindende elastische Körper — der Symphysenknorpel — seine natürliche Gleichgewichtsfigur hat.

Ein bestimmter Bewegungsmodus kann den Symphysen eigentlich nicht zugeschrieben werden. Für die Gestaltsveränderungen

eines elastischen Körpers — und solche geben ja die Möglichkeit der Symphysenbewegung — bestehen keine bestimmten geometrischen Bedingungen. Eine Zwischenwirbelscheibe kann — um nur ausgezeichnete Fälle hervorzuheben — zusammengedrückt, ausgedehnt, gebogen und torquirt werden. Von zwei verbundenen Wirbelkörpern kann also der eine, wenn der andere fest gedacht wird, in jeder beliebigen Richtung bewegt und gedreht werden. Wir können also, der Wirbelsäule den Bewegungsmodus zuschreiben, dass sie im Ganzen wie ein elastischer Stab allseitig biegsam und einer unbedeutenden Torsion fähig ist, dass aber ihre Gleichgewichtsfigur jene aus der Anatomie bekannte schlangenförmige Krümmung ist.

Der Umfang der als überhaupt möglich erkannten Bewegungen wird gegeben durch die Grenzen der vollkommenen Elasticität der Zwischenwirbelknorpel. Sowie diese überschritten wären, also die Bewegung eine bleibende Gestaltveränderung hinterliesse, wäre der Apparat verletzt und die Bewegung wäre also nicht mehr Gegenstand der Physiologie. Versuche über die Beweglichkeit der Wirbelsäule haben sie als in verschiedenen Gegenden sehr verschieden herausgestellt. In der Halsgegend ergiebt sich eine allseitige Biegsamkeit und eine merkliche Drehbarkeit. In der Brustgegend bringt dieselbe biegende oder torquirende Kraft eine weit kleinere Gestaltveränderung hervor. Die Biegsamkeit nach vorn und nach hinten ohne bleibende Verletzung fehlt fast ganz. In der Lendenwirbelsäule ist wieder die Biegsamkeit nach allen Seiten, namentlich aber nach rechts und links, viel grösser, dagegen fehlt hier die Torquirbarkeit. Diese Versuchsresultate sind theilweise sofort erklärlich aus den Abmessungen der Zwischenknorpel in den drei Abtheilungen der Wirbelsäule. Es ist nämlich offenbar die Biegsamkeit sowohl als die Torquirbarkeit an einer bestimmten Verbindungsstelle um so grösser, je grösser die Höhe, und um so kleiner, je grösser der Querschnitt des Zwischenknorpels ist. Man sieht nun ohne Rechnung, dass in der Hals- und Lendengegend die begünstigenden Einflüsse, hier Höhe, dort Kleinheit des Querschnitts, überwiegend sind im Verhältniss zur Brustgegend, wo die Zwischenknorpel eine gegen ihren bedeutenden Querschnitt nur geringe Höhe besitzen, was die Biegsamkeit sehr einschränken muss, namentlich die Biegsamkeit nach hinten und nach vorn, da gerade die Ausdehnung von hinten nach vorn wegen der meist herzförmigen Gestalt des Querschnittes der Brustwirbelkörper hier vorherrschend ist.

Das vollkommene Fehlen der Torquirbarkeit in der Lendengegend wird übrigens erst verständlich, wenn man ausser der Verbindung

der Wirbelkörper noch das Ineinandergreifen der Bögen mit ihren schiefen Fortsätzen berücksichtigt. Ebenso erklärt sich die fast absolute Unmöglichkeit, die Brustwirbelsäule nach vorn und nach hinten zu biegen, erst vollständig aus der besonderen Lage der Gelenkfortsätze, die ja in der That bei einer Biegung nach hinten abbrechen müssten, da sie in der Gleichgewichtslage schon aufeinander liegen, bei einer Biegung nach vorn auseinander klaffen würden, was durch die kurzen straffen Bänder derselben verhindert wird.

III. Gelenke.

Die Gelenkverbindung ist vor Allem dadurch ausgezeichnet, dass sie den verbundenen Knochen nicht eine bestimmte stabile Gleichgewichtslage anweist. Es giebt bei einem Gelenke immer unzählige stetig auf einander folgende Lagen, in einem gewissen kleineren oder grösseren Spielraum begriffen, in deren jeder der beweglich gedachte Knochen im indifferenten Gleichgewicht ist. Die geringste Kraft, wofern sie nur die Widerstände überwinden kann, reicht hin, ihn aus der einen in eine andere überzuführen, und es werden nicht durch die Lageveränderung selbst, wie bei der Symphyse, Kräfte wachgerufen, welche den beweglichen Knochen in seine alte Lage zurückzuführen streben. Es versteht sich wohl von selbst, dass wir dabei von der Schwere abstrahiren müssen, die ja eine der Gelenkeinrichtung fremde Kraft ist, und die allerdings einem beweglichen Knochen allemal eine bestimmte Gleichgewichtslage anweist, wenn alle anderen äusseren Kräfte zu wirken aufgehört haben. Wollten wir also den obigen Satz wirklich zur Anschauung bringen, so müssten wir die durch das Gelenk verbundenen Knochen etwa in eine Flüssigkeit bringen, welche dasselbe specifische Gewicht hat wie ihre Masse, wodurch der Einfluss der Schwere vernichtet wäre.

Die Möglichkeit dieses Carakters der Gelenkverbindung ergiebt sich leicht aus der allgemeinsten anatomischen Beschaffenheit, die auch gleich noch einige allgemeine Sätze über Bewegungsmodus und Umfang der Gelenke erschliessen lässt. Das Wesen eines Gelenkes besteht bekanntlich darin, dass die zu verbindenden Knochen überknorpelte und glatte Oberflächenstücke besitzen. Mit ihnen betheiligen sie sich an der Begrenzung eines im Uebrigen von einer aus Bindegewebe gebildeten Membran vollständig geschlossenen Hohlraumes (Gelenkhöhle, Gelenkkapsel). Die Membran (Kapselmembran, Synovialmembran) muss also an die Ränder der beiden glatten Flächen — Gelenkflächen — rings herum angewachsen sein — schlauchartig vom einen Knochen zum andern überspringen, etwa wie der gefaltete

Lederschlauch eines Blasebalges von dem einen Brette zum andern überspringt. Der Binnenraum der Gelenkhöhle ist mit einer incompressiblen (etwas zähen) Flüssigkeit, der Synovia, gefüllt. Er kann also seine Grösse nicht ändern, ohne dass die Einrichtung bleibend verletzt wird. Dieser eine Satz ist die Grundlage der ganzen Gelenkmechanik, denn er enthält die wesentliche geometrische Bedingung für den Bewegungsmodus und Umfang aller Gelenke: Zwei durch ein Gelenk verbundene Knochen können nur die und (von Hilfseinrichtungen abgesehen) alle die Stellungen gegen einander einnehmen, bei welchen der Binnenraum der Gelenkhöhle unverändert dieselbe Grösse hat, und — müssen wir, um den Umfang noch näher zu bestimmen, hinzufügen — bei welchen kein Theil der Kapselmembran über die Grenze seiner vollkommenen Elasticität hinaus gedehnt ist. Wir könnten also jetzt die sämmtlichen möglichen Stellungen eines Gelenkes von vornherein bestimmen, wenn wir alle Abmessungen der Gelenkhöhle und der Kapselmembran in einer Lage kennten. Es würde sich dabei gewiss herausstellen, dass niemals die wirklichen Bewegungen den so berechneten Umfang völlig ausfüllten, weil allemal Hilfsapparate (*ligamenta accessoria*) demselben engere Grenzen stecken.

Die Lösung des Problems in dieser Allgemeinheit übersteigt nun freilich die Grenzen der Geometrie. Glücklicher Weise ist sie aber auch nicht nothwendig, da es sich durch eine besondere anatomische Beschaffenheit der meisten und gerade der wichtigsten Gelenke in einer besonderen Form stellt, die seine Lösung bedeutend vereinfacht. Der Binnenraum der Gelenkhöhle ist bei den meisten Gelenken ausserordentlich klein, so dass man ihn in erster Annäherung geradezu der Null gleichsetzen kann. Dies setzt voraus, dass die Gelenkflächen der beiden Knochen in Congruenz aufeinander liegen — es muss also die eine der Abdruck der andern oder eines Theiles der andern sein — und dass die innere Oberfläche des Kapselmembranschlauches ebenfalls überall durch Faltung entweder mit den Knochen oder mit sich selbst in Berührung ist. Der obige allgemeine Grundsatz bestimmt sich für diese Art von Gelenken dahin: Es sind nur solche und alle solchen Stellungen der beiden Knochen möglich, bei welchen der Binnenraum der Gelenkhöhle der Null gleich ist. Nach der soeben gemachten Bemerkung lässt sich dieser Satz auch so aussprechen: Es sind nur die und alle die Stellungen der beiden Knochen möglich, bei welchen die Gelenkflächen mit endlich grossen Stücken in vollständiger Deckung befindlich sind. Der Bewegungsmodus begreift also alle diejenigen Bewegungen in sich, bei denen die Gelenkflächen in

Deckung aufeinander schleifen, er ist demnach mit der Gestalt dieser Gelenkflächen selbst gegeben.

Die Anforderung, dass die Fläche auf ihrem Ebenbilde oder Abdruck schleifen könne, die wir, wie gezeigt wurde, an eine Gelenkfläche von der besonderen zunächst untersuchten Art, wir wollen sie „Schleifgelenke" nennen, stellen müssen, schränkt nun die Auswahl bedeutend ein. Die Geometrie zeigt, dass es überhaupt nur zwei Gattungen von Flächen giebt, welche in verschiedenen stetig aufeinander folgenden Lagen mit ihrem ruhend gedachten Ebenbilde in Congruenz sind, die — mit anderen Worten — auf ihrem Abdrucke schleifen können. Diese beiden Gattungen sind die Schraubenflächen und die Rotationsflächen. Die allgemeine Definition einer Schraubenfläche ist nicht mit wenigen Worten zu geben, doch ist die Vorstellung einzelner solchen Flächen (gewöhnliche Schrauben) Jedermann so geläufig, dass wir der Definition füglich entbehren können. Eine Schraubenfläche schleift dann auf ihrem ruhenden Abdrucke, wenn sie sich um eine (in jedem bestimmten Falle bestimmte) im absoluten Raume feste Gerade dreht und zugleich jeder ihrer Punkte eine zu jener Geraden parallele Verschiebung erfährt, deren Grösse zu der Grösse der gleichzeitigen Drehung in einem beständigen (für jeden bestimmten Fall bestimmten) Verhältnisse steht. Die Schraubenfläche heisst nach dem Sprachgebrauche des bürgerlichen Lebens rechts gewunden, wenn sie — gezwungen, auf ihrem Abdrucke zu schleifen — mit einer durch Supination der rechten Hand hervorgebrachten Drehung eine Fortschreitung verbindet in der Richtung vom Ellenbogen zu der sie drehenden Hand. Verbindet sich diese Fortschreitung mit der umgekehrten Drehung, so heisst die Schraubenfläche eine linksgewundene.

Rotationsflächen sind die Oberflächen aller auf der Drehbank erzeugten Körper; umgekehrt muss sich jede Rotationsfläche auf der Drehbank erzeugen lassen. Eine Rotationsfläche schleift auf ihrem ruhend gedachten Abdrucke nur dann, wenn ihre Bewegung in einer einfachen Drehung um eine gewisse, im absoluten Raume festliegende Gerade als Axe ohne Fortschreiten besteht. Diese Axe ist zugleich die geometrische Axe der Fläche, jede zu ihr senkrechte Ebene trifft die Fläche in einem Kreise, dessen Mittelpunkt in jener Axe gelegen ist. Hiernach hätten wir nur zwei mögliche Arten von Schleifgelenken: Schraubengelenke und Drehgelenke.

Sind die aufeinander schleifenden Flächen Stücke von einer und derselben Schraubenfläche, so haben wir ein „Schraubengelenk" — natürlich sieht man beim einen Knochen auf die convexe Seite der Fläche (wie bei einer Schraubenspindel), beim andern Knochen

auf die concave Seite (wie bei einem Stücke von einer Schraubenmutter). — Der Bewegungsmodus ist alsdann der, dass, wenn man den einen Knochen fest denkt, der andere nur eine aus Drehung und Fortschreitung zusammengesetzte Bewegung ausführen kann. Sind die beiden Gelenkflächen Stücke einer Rotationsfläche, so haben wir ein „Drehgelenk“, Scharnirgelenk oder einen „Ginglymus“, denn der Bewegungsmodus ist jetzt eine einfache Drehung des beweglich gedachten Knochens um eine im absoluten Raume feste Gerade als Axe.

Andere Bewegungsmodi sind für Schleifgelenke in aller geometrischen Strenge nicht denkbar; unter den Rotationsflächen hat jedoch eine bestimmte so ausgezeichnete geometrische Eigenschaften, dass sie, zur Bildung eines Gelenkes verwendet, demselben einen ebenfalls ausgezeichneten Charakter verleiht, der uns nöthigt, noch eine dritte Art von Schleifgelenken anzunehmen: „Arthrodieen“ oder freie Gelenke. Die ausgezeichnete Fläche, von der hier noch besonders die Rede sein muss, ist die Kugel. Sie bleibt mit ihrem ruhend gedachten Ebenbilde in Deckung, nicht nur wenn man sie um eine ganz bestimmte Gerade als Axe dreht, wie jede beliebige Rotationsfläche, sondern allemal, wenn man sie um eine irgendwie gerichtete Gerade als Axe dreht, nur muss diese durch einen bestimmten Punkt, den Mittelpunkt, gehen. Ist also die eine Gelenkfläche ein convexer Kugelabschnitt, die andere der concave Abdruck desselben oder eines Theiles davon, so können wir, wenn wir den einen Knochen im absoluten Raume fest denken, den andern drehen um jede gerade Linie, die durch den Mittelpunkt der Kugel geht, von der beide Gelenkflächen Abschnitte sind. Mit anderen Worten, wir können dem beweglich gedachten Knochen jede Stellung geben, welche nur die Bedingung erfüllt, dass ein einziger mit ihm in unveränderlicher räumlichen Beziehung stehender Punkt, der Mittelpunkt der Gelenkkugel, seinen Ort im absoluten Raume beibehält. Beim Ginglymus musste dagegen eine gerade Linie ihren Ort im absoluten Raume beibehalten. Unter allen jenen Stellungen, deren das arthrodische Gelenk fähig ist, kann man jede beliebige Reihe von stetig aufeinanderfolgenden zusammenfassen und allemal hat man eine mögliche Bewegungsbahn des beweglich gedachten Knochens. Ein Punkt desselben beschreibt also nicht nothwendig bei allen arthrodischen Bewegungen immer Stücke einer und derselben Curve, wie es geschieht bei den Bewegungen in einem Schraubengelenke oder Drehgelenke, wo in einem Falle die vorgeschriebene bestimmte Bahnlinie für jenen Punkt eine bestimmte Schraubenlinie, im andern Falle ein bestimmter Kreis ist. Ein be-

stimmter Punkt eines arthrodisch beweglichen Knochens kann vielmehr längs jeder beliebigen Curve fortschreiten, welche sich auf einer Kugeloberfläche verzeichnen lässt, deren Halbmesser die Entfernung des gedachten Punktes vom Mittelpunkte des Gelenkes ist.

Es hat grosse Schwierigkeit, sich von der Bewegungsmöglichkeit eines arthrodisch verbundenen Knochens — Drehung eines Körpers um einen Punkt nennt man sie im Allgemeinen — eine deutliche und doch allgemeine Vorstellung zu machen. Es haben sich deshalb schon viele Geometer bemüht, diese durch verschiedene Betrachtungsweisen zu erleichtern. Ein Eingehen auf diese Bestrebungen würde an diesem Orte zu weit führen; wir beschränken uns darauf, diejenige Betrachtungsweise von den arthrodischen Bewegungen zu geben, wie sie stillschweigend oder ausgesprochen in der Regel den anatomischen Erörterungen und Benennungsweisen zu Grunde liegt. Der relativ beweglichere arthrodisch verbundene Knochen ist in der Regel ohnehin röhrenförmig langgestreckt, denken wir uns daher eine bestimmte gerade Linie in demselben, die durch den Mittelpunkt des Gelenkes geht und die längste Dimension desselben darstellt; sie mag die Axe des Knochens heissen. Denken wir uns nun den andern Knochen im absoluten Raume fest, so kann 1. die soeben definirte Axe alle Lagen einnehmen, welche auf den festen Mittelpunkt zielen und von einer (je nach dem Bewegungsumfang verschiedenen) kegelartigen Fläche umhüllt sind; diese Lagen bilden das, was man in der Geometrie ein Strahlenbündel nennt; 2. kann sich dann der Knochen um seine Axe herum immer noch um einen mehr oder weniger grossen Winkel drehen, welche Lage man auch derselben gegeben hat. Man pflegt diese Art der Bewegung „Rotation“ im engeren Sinne des Wortes zu nennen, und die Muskeln, welche sie hervorbringen, Rotatoren.

Von den drei möglichen Arten der genauen Schleifgelenke können wir die erste, das Schraubengelenk, ganz von den weiteren Betrachtungen ausschliessen. Es ist allerdings in neuerer Zeit über allen Zweifel nachgewiesen, dass die Flächen der Astragalusrolle und des Ellenbogengelenkes, vielleicht auch des Gelenkes zwischen Atlas und Epistropheus, Schraubenflächen sind, jedoch sind in allen Fällen die Verschiebungen längs der Axe bei einer vollen Umdrehung — die Höhen der Schraubengänge — so klein gegen die Abmessungen der bewegten Knochen, dass die Bewegung in erster Annäherung sehr wohl für reine Drehung gelten kann, und die Flächen selbst gleichen Umdrehungsflächen so sehr, dass man sie lange Zeit allgemein dafür angesehen hat. Wir hätten es also nur mit Drehgelenken und dem ausgezeichneten Falle der arthrodischen Gelenke zu thun.

Neben den bis jetzt betrachteten kommt im menschlichen Körper noch eine ganze Reihe von Schleifgelenken vor, welche ihren Bewegungsmodus kleinen Abweichungen von der vollen geometrischen Strenge verdanken. Mit dem Grade von Genauigkeit nämlich, mit welchem im menschlichen Körper überhaupt selbst die besten Dreh- und Arthrodiekugelflächen wirklich aufeinander schleifen, können es auch noch gewisse andere Flächenstücke bei anderen Bewegungsmodis. Zwei solche Flächenarten sind — so weit bis jetzt die Untersuchungen reichen — im menschlichen Körper zur Bildung von Schleifgelenken wirklich verwendet: sattelförmige und eiförmige Flächen. Man kann sich leicht ohne Calcul überzeugen, dass es sattelförmige Flächen geben muss, welche, um zwei einander senkrecht überkreuzende Linien gedreht, auf ihrem ruhend gedachten Abdrucke sehr annähernd schleifen. Diese beiden Linien — wir wollen sie Axen nennen — liegen, wie man leicht sieht, auf entgegengesetzten Seiten der Fläche. Man sieht ferner leicht, dass das Schleifen, wenigstens innerhalb eines gewissen Umfanges, auch dann noch sehr vollkommen ist, wenn man von den gedachten beiden Drehungen endlich oder unendlich kleine Elemente in beliebiger Reihenfolge zu einer Gesammtbewegung vereinigt, nur muss man dabei beachten, dass die eine Axe, welche ursprünglich auf der dem beweglich gedachten Knochen angehörigen Seite der Gelenkfläche gelegen war, mit diesem fortrückt, also ein Element der Drehung um sie nicht immer um dieselbe Linie im absoluten Raume geschieht, sondern immer um eine Linie, welche zu dem beweglich gedachten Knochen eine beständige Lage hat. Vergegenwärtigt man sich den ganzen Complex von Lagen, welchen etwa ein Röhrenknochen (z. B. der Metacarpusknochen des Daumens) einnehmen kann, der durch ein solches Gelenk mit einem andern im Raume festgedachten (dem *os multangulum majus*) verbunden ist, so begreift man leicht, wie eine solche Verbindungsweise mit einer Arthrodie verwechselt werden konnte. In der That hat der Bewegungsmodus mit dem arthrodischen im äussern Ansehen grosse Aehnlichkeit. Gleichwohl lässt sich in dem beweglichen Knochen keine einzige Gerade angeben, die in allen für sie möglichen Lagen auf einen Punkt zielt — deren Lagen ein Strahlenbündel bilden. Noch weniger kann für eine bestimmte Lage einer solchen Linie nun noch eine Drehung um sie als Axe, wie bei der Arthrodie, stattfinden. Einen ganz ähnlichen Bewegungsmodus bietet ein Gelenk dar, dessen Flächen aus einer eiförmigen Fläche geschnitten sind. Der Unterschied vom Bewegungsmodus des Sattelgelenkes läuft darauf hinaus, dass beim Eigelenke die beiden Axen auf derselben Seite der Gelenkflächen liegen, während

sie dort auf entgegengesetzten lagen. Beispiele dieser Art von Gelenken bilden das Radiocarpalgelenk und das Atlantooccipitalgelenk.

Ausser den Schleifgelenken giebt es nun noch andere, bei denen die Gelenkflächen niemals mit endlich ausgedehnten Stücken in vollständiger oder angenäherter Congruenz sind, wo sie sich vielmehr nur in einem Punkte oder längs einer Linie berühren. Man könnte sie passender Weise Berührungsgelenke nennen. Für ein Vorbild der ganzen Gattung kann das Kniegelenk gelten. Wir wollen es daher besonders im Auge behalten. Obgleich bei einer solchen Vereinigung die Gelenkflächen weit auseinander klaffen, ist doch in der Regel wieder der eigentliche Binnenraum der Gelenkhöhle so gut wie Null, indem nämlich die Synovialmembran faltenartig in den klaffenden Raum hineinragt. Die in den Synovialfalten eingeschlossenen Massen müssen den nöthigen Grad von Weichheit besitzen, um sich den Formveränderungen des übrig bleibenden Raumes zwischen den Gelenkflächen anzubequemen. Beim Kniegelenk sind die erforderlichen biegsamen Massen theils die *fibro-cartilagines semilunares*, theils die Fettpolster in den *ligamentis alariis* und anderen Synovialfalten. Obwohl nun auch hier der allgemeine Grundsatz der Gelenkmechanik von der Constanz des Gelenkhöhlenraumes in aller Strenge gültig bleibt, so ergiebt sich daraus, wie man leicht sieht, an sich noch kein hinlänglich bestimmter Bewegungsmodus. Dieser wird bei solchen Gelenken erst durch Nebeneinrichtungen eingeführt — in der Regel durch die *ligamenta accessoria*, die also hier eine wesentliche Bedeutung für den ganzen Mechanismus gewinnen, während er bei den Schleifgelenken schon durch die blosse Form der Gelenkflächen vollständig gegeben ist. Die eingehende Erörterung dieser Mechanismen ist Aufgabe der deskriptiven Anatomie.

Es giebt noch eine grosse Anzahl von Gelenken am menschlichen Körper, welche in keine der bisher aufgezählten Gruppen passen — man denke nur an die Gelenke zwischen Handwurzel und Mittelhandknochen u. s. w. Man spricht gewöhnlich diesen Gelenken einen eigentlichen Bewegungsmodus ganz ab und nimmt an, dass die einzigen Bewegungen derselben in einem unbestimmten Wackeln bestehen (das übrigens allen anderen Gelenken neben ihrem eigentlichen Bewegungsmodus als Unvollkommenheit auch anhaftet). Man nennt daher diese Gelenke auch Wackelgelenke oder Amphiarthrosen. Mit Vertiefung der Forschung verliert jedoch die so charakterisirte Gruppe immer mehr an Umfang, indem immer neue früher zu den „Amphiarthrosen" gezählte Gelenke als Gelenke mit bestimmtem Bewegungsmodus erkannt werden.

Der Bewegungsumfang eines Gelenkes wird am passendsten

durch Winkelgrössen dargestellt. Zwar haben wir gesehen, dass nicht immer die Gelenkbewegungen reine Drehungen — sei es um eine feste gerade Linie, sei es um einen festen Punkt — im strengsten Wortsinne sind. Gleichwohl übertrifft in der Regel eine Abmessung des im Gelenke beweglichen Knochens alle Abmessungen des an der Gelenkbildung unmittelbar betheiligten Stückes so sehr, dass für den äusseren Anblick in der Regel jede Gelenkbewegung als Drehung erscheint, indem das am Gelenke betheiligte Stück des Knochens als Ganzes doch jedesfalls keine namhafte Ortsveränderung erleidet. Näher ist es nun folgende Winkelgrösse, welche im einzelnen Falle den Bewegungsumfang misst. Man wähle in dem beweglich gedachten Knochen eine gerade Linie, so dass sie bei der ganzen fraglichen Bewegung in einer Ebene bleibt. Man führe nun die Bewegung nach beiden Seiten hin aus, so weit es die Einrichtung des Gelenkes erlaubt, und messe den Winkel, welchen die beiden äussersten Lagen der gewählten Linie einschliessen. Dieser Winkel misst den Umfang der Bewegung. Eine solche Linie ist bei allen Gelenken mit bestimmter Bewegungsbahn immer wenigstens annähernd zu finden. Bei einem einfachen Ginglymus hat jedes Perpendikel auf die Drehaxe oder sonst jede Gerade, die in irgend einer zur Drehaxe senkrechten Ebene begriffen ist, die gewünschte Eigenschaft. Man würde nach dieser Definition beispielsweise von einem normalen Ellenbogengelenk sagen, es habe einen Bewegungsumfang von etwa 140⁰.

Bei Gelenken ohne bestimmte Bewegungsbahn (Arthrodieen Sattelgelenken u. s. w.) ist die erschöpfende Darstellung des Bewegungsumfanges nicht so einfach. Man ist bei solchen gezwungen, alle möglichen Stellungen nach einem willkürlichen Principe in einzelne Bewegungsbahnen zu ordnen und für jede den Bewegungsumfang in der obigen Weise anzugeben. Nehmen wir beispielsweise eine Arthrodie — etwa das Hüftgelenk — vor, so können wir in folgender Art eine Vorstellung von seinem Bewegungsumfange gewinnen. Wir gehen von einer gewissen Lage, etwa der senkrecht herabhängenden des Schenkels aus. Wir legen eine wagrechte Ebene durch den Drehpunkt und ziehen in derselben die unendlich vielen möglichen Geraden durch den Drehpunkt. Eine dieser Linien nach der andern sehen wir nun als Drehaxe an und bestimmen für jede den möglichen Drehungswinkel, d. h. den „Umfang der Drehung um diese bestimmte Axe“. Damit wäre noch immer nicht der Begriff des ganzen Bewegungsumfanges dieses Gelenkes erschöpft; in der That gehört es ja zum Wesen der Arthrodie, dass in jeder Lage, die der Oberschenkel durch Drehung um eine jener erst-

gedachten Axen angenommen hat, noch eine (je nach Umständen grössere oder geringere) Drehung um seine eigene Längsrichtung oder Axe des Knochens vorgenommen werden kann. Es müsste also für jede Stellung, welche bei jener ersten Untersuchung (der wagrechten Axen) die Längsrichtung einnimmt, noch der Winkel angegeben werden, um welchen der Schenkel um sie (die für den Augenblick fest gedacht wird) als Axe gedreht werden kann. Es wäre das die Bewegung welche oben im Anschlusse an die anatomische Terminologie „Rotation“ genannt werde. Natürlich wird man sich in der Wirklichkeit füglich mit einigen wenigen Angaben begnügen. So sagt man, um bei dem Hüftgelenke zu bleiben, zur Charakteristik seines Bewegungsumfanges: die Drehung in der Flexionsebene (d. h. um die von rechts nach links gehende wagrechte Axe) hat einen Umfang von etwa 100 Graden. In allen Stellungen, die bei dieser Bewegung vorkommen, kann der Schenkel noch mit einem Ausschlag von mehr als einem rechten Winkel um seine Längsrichtung gedreht — „rotirt“ — werden, doch ist diese Drehung bei den der Extensionsgrenze näheren Stellungen mehr nach auswärts, bei den flectirten Stellungen mehr nach einwärts beschränkt. Aehnliche Angaben über den Umfang der Ab- und Adduction (Drehung um die von vorn nach hinten gerichtete wagrechte Axe) vervollständigen das Bild, nebst Angaben über den Umfang der Drehung um einige schräge wagrechte Axen. Diese letzteren Drehungen denkt man sich zuweilen entstanden durch successive Drehung um die Flexions- und Abductionsaxe.

In ähnlicher Weise wäre der Bewegungsumfang eines Sattelgelenkes und eines Gelenkes mit ovalen Flächen zu bestimmen, nur fiele die Angabe der Drehungsweite um die eigene Längsrichtung des beweglich gedachten Knochens in jeder Stellung weg, weil eine solche Drehung bei diesen Gelenken nicht vorkommt.

Die Beschränkung des Bewegungsumfanges oder die „Hemmung“ kann eine absolute oder eine relative sein. Die erstere besteht darin, dass man bei Führung des beweglichen Knochens in der (oder in einer) vermöge des Bewegungsmodus möglichen Bahn mit einem Theile desselben (in den meisten Fällen mit dem Rande der Gelenkfläche) an einen Punkt des festgedachten Knochens anstösst, so dass eine weitere Bewegung nur eine Drehung um diesen nun fest angestemmten Berührungspunkt sein könnte. Da aber eine solche durch den Bewegungsmodus des Gelenkes ausgeschlossen ist, so ist mit dem gedachten Punkte die absolute Grenze des Bewegungsumfanges erreicht, denn keine Kraft vermag den beweglichen Knochen weiter zu führen, wofern sie nicht überhaupt den Zusammenhang des

Gelenkes aufhebt — es verrenkt — was dann nicht mehr Gegenstand der physiologischen Betrachtung ist. Ein vozügliches Beispiel eines Gelenkes, welchem diese Art der Hemmung allein eigen ist, giebt das Ellenbogengelenk ab. Denken wir den Oberarm fest im Raume, so kann man bekanntlich selbst mit der geringsten Kraft die Ulna bis zu den beiden Punkten führen, wo sich der *processus coronoideus* in der *fossa anterior major* und wo sich andererseits das Olekranon in dem *sinus maximus* anstemmt, d. h. bis zur äussersten Grenze der Flexion und der Extension, und zwar sind diese Grenzen absolut, denn eine Steigerung der Kraft führt die Ulna, deren Hemmung ganz plötzlich geschah, nicht um eine Spur weiter.

Ganz anders tritt die relative Hemmung durch allmähliche Anspannung von Bändern auf. Das Wesen des Vorganges ist aus der Anatomie im Allgemeinen bekannt, wo man schon durch die Benennung vieler Bänder als Hemmungsbänder häufig daran erinnert wird. Man weiss also, dass bei vielen Gelenken einzelne Stellen der ohnehin stets vorhandenen Kapsel besonders stark entwickelt sind oder dass besondere fibröse Massen zwischen den verbundenen Knochen überspringen. Diese heissen Hemmungsbänder, wenn sie so angelegt sind, dass im Verlaufe einer normalen Bewegung der Ansatz sich vom Ursprung immer weiter entfernt. In diesem Falle nämlich wächst die elastische Spannung des Bandes mit der Länge desselben und wirkt also mit immer grösserer Kraft der Fortsetzung der gedachten Bewegung entgegen. Diese hört folglich in dem Momente auf, wo die elastische Spannung der bewegenden Kraft gleich geworden ist. Lässt man jetzt in demselben Sinne eine grössere Kraft einwirken, so geht die Bewegung über die zuerst gefundene Grenze hinaus, denn das hemmende Band muss noch mehr verlängert werden, damit seine Spannung der neuen Kraft Gleichgewicht halte. Somit ist also in diesem Falle der Bewegungsumfang von der Intensität der bewegenden Kraft abhängig, um so grösser, je grösser dieselbe ist. Ein augenfälliges Beispiel für diese relative Hemmung liefert die Bewegung der Finger gegen die Metacarpusknochen; man beuge z. B. den Zeigefinger mit möglichster Anstrengung seiner eigenen Muskeln, dann wird die Spannung der Lateralbänder, die mit zunehmender Beugung wächst, der beugenden Kraft Gleichgewicht halten, wenn die erste Phalanx mit dem Mittelhandknochen etwa einen rechten Winkel bildet. Nimmt man jetzt die Kraft des andern Armes zu Hilfe, indem man den gebogenen Finger mit der andern Hand fasst und darauf drückt, so kann man die Beugung um reichlich 10° weiter treiben, weil in der erstgedachten Stellung die

Spannung der Seitenbänder der vermehrten biegenden Kraft nicht mehr Gleichgewicht hält.

Um in solchen Fällen doch ein von den Kräften unabhängiges Maass des Bewegungsumfanges zu haben, wäre es zweckmässig, diejenigen Stellungen als Grenzen desselben anzusehen, bei welchen die betreffenden Hemmungsbänder bis an die Grenze ihrer vollkommenen Elasticität gedehnt sind, denn eine weitere Fortsetzung der Bewegung würde das Gelenk eben nicht in unverletztem Zustande zurücklassen, da die über jene Grenzen hinaus gedehnt gewesenen Bänder ihre natürliche Länge nicht wieder vollständig annehmen. Eine Bewegung über die Grenzen des so definirten Umfanges hinaus würde das Gelenk „verrenken", aber doch in anderer Art als ein absolut gehemmtes Gelenk.

Je entfernter die Befestigungspunkte eines Hemmungsbandes von den Rändern der Gelenkfläche sind, desto grösser ist im Allgemeinen der Spielraum, den es der seine Spannung vermehrenden Bewegung lässt, denn desto grösser ist seine natürliche Länge und folglich desto kleiner bei gleichen Verschiebungen seine auf jene bezogene Dehnung, von der die elastische Spannung allein abhängt.

2. Capitel. Wirkung der Muskelspannung auf verbundene Knochen.

Bekanntlich sind die meisten Muskeln mit ihren beiden Enden an zwei Knochen befestigt, welche in der einen oder andern der beschriebenen Arten mittelbar oder unmittelbar beweglich verbunden sind. Geht ein solcher Muskel aus dem ruhenden in den erregten Zustand über, so wird in der Regel der Fall eintreten, dass seine natürliche Länge im Tetanus kleiner ist als die gerade statthabende Entfernung seiner Endpunkte von einander. Jede seiner Fasern wird also in ihrer Richtung einen Zug ausüben. Welche Wirkungen diese Züge unter den durch die Gelenke gesetzten Bedingungen hervorbringen können, lehrt die specielle Muskelmechanik, von der übrigens hier in derselben Weise wie von der Gelenkgeometrie nur die allgemeinsten Grundsätze zu geben sind.

Die hierhergehörigen Aufgaben haben es natürlich gar nicht mehr zu thun mit den inneren Vorgängen der Muskelsubstanz. Sie sehen die Zugkräfte der einzelnen Fasern als etwas Gegebenes an. Wenn es sich nicht blos um ein ganz unsicheres und ungefähres Rathen handeln soll, so wird man auf die Lösung der allgemeinsten Probleme der Muskelmechanik für jetzt verzichten müssen. Man

wird es nämlich aufgeben müssen, den durch gewisse Muskelthätigkeiten hervorzubringenden messbar grossen Bewegungen zu folgen, weil dabei die Lage und die Länge der Muskeln und folglich die Richtung und Grösse der ins Spiel kommenden Kräfte fortwährend in viel zu verwickelter Weise verändert wird. Man wird es zunächst versuchen, sich Rechenschaft zu geben von dem einzelnen (unendlich kleinen) Bewegungselement, welches in einer bestimmten Lage des zu untersuchenden Gelenkes den Anfang machen würde, wenn man sich die darauf wirkenden Muskeln mit gewissen Kräften ziehend denkt. Man kann diese Frage auch so ausdrücken: wie gross müsste eine einzige Zugkraft sein? und wie müsste sie angebracht sein? damit sie den gedachten Muskelzügen Gleichgewicht hielte. Kennten wir nämlich diese, so kennten wir wirklich das Anfangselement der Bewegung, denn es wäre dasjenige, was eine ihr entgegengesetzt gerichtete gleichgrosse Kraft allein wirksam gedacht, im ersten Augenblicke hervorbringen würde. Das von dieser letzteren Kraft, welche der allein vorhanden gedachten Gleichgewicht haltenden gleich und entgegengesetzt ist, am Gelenk hervorgebrachte Drehungs-Bestreben oder -Moment heisst das „resultirende Moment" der gegebenen Kräfte. Im folgenden Augenblicke können wir aber das Zusammenwirken der gedachten Muskelzüge nicht mehr durch jene eine Kraft darstellen, denn sie haben sich im Allgemeinen alle durch das erste Bewegungselement selbst geändert.

Das soeben ausgesprochene Problem lässt sich in jedem einzelnen Falle, wenn alle nöthigen Data bekannt sind, durch Anwendung der ersten Elemente der Statik lösen. Es handelt sich nämlich offenbar nur um die Reduction eines Systems von Kräften (die Zugkräfte aller einzelnen Muskelfasern), angebracht an einem starren Körper, dessen Bewegungen bestimmten geometrischen (durch das Gelenk gegebenen) Bedingungen unterworfen sind. Bekanntlich lässt sich jedes System von Kräften, die auf einen frei beweglichen starren Körper wirken, zurückführen auf zwei Kräfte, die im Allgemeinen nicht in einer Ebene liegen. Ist hingegen der starre Körper, auf den die Kräfte wirken, noch besondern geometrischen Bedingungen unterworfen, so lassen sich die sämmtlichen Kräfte in der Regel auf eine einzige Kraft oder „Resultante" zurückführen. So ist es wenigstens allemal bei den zwei wichtigsten Arten der Gelenkbewegung, der Axendrehung (Ginglymus) und der Drehung um einen Punkt (Arthrodie), die uns hier statt einer allgemeineren Betrachtung im Besondern noch einen Augenblick beschäftigen mögen.

Bei dem Ginglymuskelgelenk kann von vornherein nur von einer Drehung um eine bestimmte feste Axe in dem einen oder dem

andern Sinne die Rede sein, wodurch die Ermittelung der Muskelwirkungen bei einem solchen höchst einfach wird. Wir haben nämlich nur die sämmtlichen Drehungsbestrebungen (Momente) in dem einen und dem andern Sinne zu addiren und die kleinere dieser beiden Summen von der grösseren zu subtrahiren, der Rest ist das wirklich vorhandene oder resultirende Drehungsbestreben, in dem Sinne der grösseren Summe wirksam. Das Drehungsbestreben, welches eine Muskelfaser in einem gegebenen Zustande hervorbringt — ihr Moment — in Beziehung zu der Axe des Ginglymus findet sich aber bekanntlich leicht. Zerlegt man nämlich erstlich die als bekannt vorauszusetzende Kraft (Spannung) der Faser nach der Regel des Parallelogrammes der Kräfte in eine zur Axe parallele Componente und in eine andere, welche in einer zur Axe senkrechten Ebene begriffen ist, so ist klar, dass die erstere zur Drehung nicht mitwirken kann, sondern eine Verschiebung des einen Knochens am andern längs der Axe hervorzubringen strebt, welche Verschiebung aber durch die Einrichtung des Gelenkes verhindert wird, oder mit andern Worten diese Componente wird im Gleichgewicht gehalten durch Widerstände. Die zweite Componente ist zu multipliciren mit ihrem kürzesten Abstand von der Axe, d. h. mit dem Perpendikel, das von einem Punkte der Axe auf ihre Richtung gefällt werden kann; das Product misst alsdann das gesuchte Moment.

Für den Fall arthrodischer Beweglichkeit ist die Frage nach dem Erfolge mehrerer zusammenwirkenden Zugkräfte nicht ganz so einfach zu beantworten, weil auch die Richtung des resultirenden Drehungsbestrebens noch nicht von vornherein bestimmt ist. Eine einzelne Zugkraft, an dem beweglichen Knochen angebracht, würde natürlich ein Drehungsbestreben zur Folge haben um eine Axe, die im Drehpunkt senkrecht steht zu der Ebene, welche diesen Punkt und die Richtung der Kraft enthält. Fällt man vom Drehpunkt auf die Richtung der Kraft ein Loth und multiplicirt das Maass seiner Länge mit dem Maasse der Kraft, so hat man auch die „Grösse“ des Momentes. So kann also im gegebenen Falle für jede Muskelfaser Axe und Grösse des Momentes gefunden werden. Das gleichzeitige Vorhandensein aller dieser so bestimmten Momente hat nun denselben Erfolg, als ob nur ein einziges Moment vorhanden wäre, welches nach einem bekannten Satze der Statik so gefunden wird: Man trägt den Grössen der einzelnen Momente proportionale Längen auf ihren respectiven Axen überall vom Drehpunkt anfangend ab und findet für die sämmtlichen in einem Punkt zusammenlaufenden, begrenzten geraden Linien die Resultirende gerade so, als stellten sie Kräfte vor, d. h. nach der Regel des Parallelogrammes. Die Richtung

der so bestimmten Linie ist die Richtung der Axe und die Grösse derselben misst die Grösse des Drehungsstrebens, welche das Zusammenwirken der gedachten Kräfte um diese Axe hervorbringt.*)

Es begreift sich leicht, dass man in der Zusammensetzung der Momente jede beliebige Reihenfolge einhalten kann. So darf man auch zunächst die Momente der einzelnen Fasern jedes Muskels für sich zusammensetzen zu resultirenden Momenten der einzelnen Muskeln (im anatomischen Sinne). Die Lage der Axe eines solchen resultirenden Moments hängt blos ab von der Lage des Muskels zum Gelenk, nicht von der Grösse der Spannung des Muskels. Hierauf beruht die functionelle Benennung der auf eine Arthrodie wirkenden Muskeln. Fällt nämlich die Momentaxe eines Muskels in die Nähe einer der sechs Axen, welche besonders bezeichnet werden, so nennt man den Muskel so, als ob er eine Drehung um diese Axe selbst hervorbrächte. Beispielsweise fällt die Axe, um welche der *m. psoas* allein wirkend das Bein aus der gerade herabhängenden Lage herausdrehen würde, ziemlich nahe an die Flexionsaxe, d. h. die Linie, welche vom Drehpunkt wagrecht gerade nach auswärts geht, daher bezeichnet man den *m. psoas* als einen *flexor femoris*. In der That wird er in der gedachten Lage des Schenkels eine der reinen Flexion sehr ähnliche Bewegung hervorbringen, bei der wenigstens, z. B. sicher wie bei der Flexion, das Knieende des Schenkels nach vorn aufsteigt. Indem man solche Namen für die Muskeln gebraucht, kann man sich nicht lebhaft genug vergegenwärtigen, dass die ihnen zu Grunde liegende Vorstellung nur auf eine bestimmte, willkürlich gewählte Anfangsstellung passt. Die Namen der gedachten Art bezeichnen also durchaus nicht eine bleibende Eigenschaft der Muskeln, sondern nur eine einzelne Beziehung, in der sie sich in einer bestimmten Lage des Gliedes befinden, und auch in diesem Sinne ist die Bezeichnung nur sehr ungefähr.

Es mag hier noch eine Bemerkung über den mechanischen Gesammteffekt eines menschlichen Körpers Platz finden, wenn er mit möglichst vielen seiner Muskeln planmässig auf einen Zweck hinarbeitet. In der ausgiebigsten Weise kann dies bei der Ruderbewegung geschehen, wo die Hauptarbeit von den mächtigen Muskelmassen geleistet wird, welche streckend auf das Hüftgelenk wirken. Bei dieser und ähnlichen Bewegungen kann ein Mensch an einem Arbeitstage von 8 Stunden etwa 300,000 Kilogrammmeter Arbeit d. h. zwischen 10 und 11 Kilogrammmeter per Sekunde leisten.

*) In diesen wenigen Sätzen ist alles das vollständig enthalten, was zuweilen etwas schwerfällig und nicht immer hinlänglich bestimmt mit Hilfe von Anschauungen, die der speciellen Lehre vom Hebel entlehnt sind (als die Länge des Hebelarms, Angriffswinkel etc.), vorgetragen wird.

Die Leistungsfähigkeit eines Pferdes, eine sogenannte „Pferdekraft“, wird verabredetermaassen — ziemlich willkürlich — zu 75 Kilogrammmeter per Sekunde angenommen.

3. Capitel. Einige besondere Bewegungsmechanismen.

Die specielle Durchführung der Lehren des vorigen Capitels an den einzelnen Gliedern des menschlichen Leibes, oder wo diese noch nicht möglich sein sollte, die empirische Beschreibung einzelner Gelenkbewegungen und Muskelwirkungen überlassen wir der Anatomie. Wenn auch eine streng logische Abgrenzung der Disciplinen diesen Stoff der Physiologie zutheilen würde, so ist es doch einmal Sitte in der Anatomie, bei Beschreibung der Muskeln von ihrer Wirkung zu sprechen. Nur einzelne genauer studirte und im Leben regelmässig wiederholte Bewegungsfolgen und Gelenkstellungen, wie das Stehen und Gehen, pflegen hergebrachtermaassen in der Physiologie erörtert zu werden und es mag daher eine kurze Besprechung derselben hier Platz finden. Ganz besondere Aufmerksamkeit schenkt noch die Physiologie den Leistungen eines Muskelapparates, nämlich denen des Kehlkopfes und der Sprachwerkzeuge. Sie sind daher ausführlicher im 4. Capitel dieses Abschnittes zu behandeln. Indessen wird auch hierbei der unmittelbare mechanische Erfolg — die Stellungsänderungen der Theile, welche die Muskelzüge bewirken — als aus der Anatomie bekannt vorausgesetzt und nur untersucht, wie diese zur Hervorbringung der Stimme und Sprache verwendet werden. In späteren Abschnitten wird dann noch gelegentlich von einzelnen Muskelmechanismen die Rede sein, deren Wirkung anderen Functionen — z. B. der Sinneswerkzeuge oder des Athmungsapparates — dient.

I. Stehen und Gehen.

Stehen kann an sich jedes Verweilen in irgend einer Gleichgewichtslage der einzelnen Körpertheile gegen einander genannt werden, bei welcher blos die Fusssohle oder ein Theil derselben mit festen Körpern in Berührung ist. Die erste Grundbedingung alles Stehens ist demnach die, dass ein Loth durch den Schwerpunkt der Gesammtmasse des Körpers durch denjenigen Theil der Bodenoberfläche geht, welcher von den Fussrändern umspannt wird. Die zweite Grundbedingung ist die, dass die relative Lage der einzelnen gegen einander beweglichen Körpertheile auch wirklich — wie die Definition verlangt — eine Gleichgewichtslage sei. Diese Bedingung

kann, wenn die beiden fraglichen Körpertheile durch ein Schleifgelenk mit einander verbunden sind, auch so ausgedrückt werden: Die Resultirende aller auf den einen Theil wirkenden Kräfte muss auf der Gelenkfläche senkrecht stehen. Sie kann nämlich alsdann keine Bewegung (Schleifen) hervorbringen, weil sie durch den Widerstand der entsprechenden Gelenkfläche des andern Körpertheiles im Gleichgewicht gehalten wird. Bei Drehgelenken geht alsdann die Resultirende durch die Drehaxe.

Man übersieht sofort, dass diesen beiden Bedingungen in unendlich verschiedener Weise genügt werden kann. Was insbesondere die erste Bedingung betrifft, so hat die von den Fussrändern umspannte Fläche eine bis zu einer namhaften Grösse vermehrbare Ausdehnung, über welcher sich irgendwo der Schwerpunkt des Körpers befinden darf. Was die zweite Bedingung angeht, so ist die Freiheit noch grösser; denn man hat in den Muskelzügen willkürliche Kräfte, über die in jedem Falle so verfügt werden kann, dass sie mit den durch die Lage selbst nothwendig gegebenen Kräften (Schwere Bänderspannung) zusammen eine durch die Drehaxe gehende Resultirende liefern. Man kann beispielsweise mit weit vorn übergeneigtem Rumpfe auf einem Fusse stehen. In dieser Lage geht zwar die Resultirende der Schwerkraft weit vor der Hüftgelenkfläche herab; man kann aber am hinteren Theile des Beckens solche abwärts gerichtete Muskelzüge anbringen (mit Hilfe der Glutaei etc.), dass dieselben mit der Schwerkraft eine Resultirende zusammensetzen, welche senkrecht auf die Hüftgelenkfläche zielt — also durch den Drehpunkt geht. Alsdann ist auch die vorn übergebeugte Lage des Rumpfes eine Gleichgewichtslage.

Es versteht sich von selbst, dass hier unter der Ueberschrift Stehen nicht von allen diesen durch willkürliche Anstrengung möglichen Gleichgewichtslagen gehandelt werden kann. Es soll vielmehr nur eine einzige herausgegriffen werden, welche ganz besonders ausgezeichnet ist. Man kann sich nämlich offenbar die Aufgabe stellen: welche Lage muss den Körpertheilen gegeben werden, damit die durch dieselbe unmittelbar und nothwendig bedingten Kräfte einander mit Hilfe des Gegendruckes von Gelenkflächen und Boden im Gleichgewicht halten, ohne dass Muskelzüge zu Hilfe genommen werden, oder — wofern sich das als unmöglich herausstellen sollte — mit Zuhilfenahme von möglichst schwachen Muskelzügen. Diese aus den Einrichtungen des Skelettes zu folgernde Lage kann man als die des „natürlichen aufrechten Stehens“ bezeichnen. In der That wird uns diese Lage durch das natürliche Gefühl, das mittelst der Ermüdung ermahnt, möglichst sparsam mit Muskelzügen

umzugehen, gelehrt, ohne dass wir mechanische Betrachtungen anzustellen brauchten.

Die Lage der einzelnen Körperabtheilungen beim natürlichen aufrechten Stehen ist, von kleinen Schwankungen abgesehen, folgende: Die Füsse stehen mit aneinander liegenden Fersen, die Spitzen nach auswärts, so dass die inneren Ränder einen Winkel von etwa 50° bilden. Die parallelen Unterschenkel bilden einen vorn spitzen Winkel von etwa 80° mit dem Horizont. In ihre Verlängerung fallen die Oberschenkel, das Kniegelenk befindet sich also im Maximum der Streckung, der ganze Schenkel ist im Hüftgelenke ein wenig nach aussen rotirt. Ausserdem ist das Hüftgelenk in stark gestreckter Lage, d. h. das Becken mit dem Rumpfe ist stark nach hinten übergeneigt. Die Wirbelsäule mit dem Kreuzbein hat ihre natürliche Gleichgewichtsfigur. Der Kopf steht auf derselben mit gerade nach vorn gerichteter Gesichtsfläche. Die Arme hängen senkrecht an den Seiten des Rumpfes herab.

Wir fragen uns nun, durch Gegeneinanderwirken welcher Kräfte in der beschriebenen Lage ein stabiles Gleichgewicht zu Stande kommt.

1. Der Kopf wird auf dem Rumpfe nicht ganz ohne Muskelzug in seiner Lage erhalten, denn diese lässt das Loth durch den Schwerpunkt des Kopfes ein wenig vor der Drehaxe des Hinterhauptgelenkes herabfallen. Sollte es diese Axe selbst treffen, so müsste die Gesichtsfläche ein wenig aufwärts gerichtet werden. Das würde aber doch nur ein labiles Gleichgewicht zur Folge haben, das nicht ohne beständige kleine corrigirende Muskelzüge bald vorn, bald hinten dauernd erhalten werden könnte. Man zieht es aus diesem Grunde gewöhnlich vor, dem Kopfe die erst beschriebene Lage zu geben, und das durch dieselbe vorn abwärts gesetzte Drehungsbestreben der Schwere vermittelst der Nackenmuskulatur im Gleichgewicht zu halten. Das Moment der Schwere des Kopfes ist nur klein, da das Loth durch seinen Schwerpunkt nicht weit von der Axe vorübergeht, und kann also der sehr kräftigen, hinten angesetzten Nackenmuskulatur nicht sehr zur Last fallen. Dass die ganz sich selbst überlassenen Arme eine stabile Gleichgewichtslage annehmen, versteht sich ohneweiteres von selbst.

2. Wir können somit jetzt die Zusammenstellung von Kopf, Rumpf und Armen in der gedachten Lage als starr ansehen und untersuchen, wie *dieser Körper* gehindert wird, sich um die *Verbindungslinie der beiden Hüftgelenksmittelpunkte zu drehen.* Der Rumpf ist in den Hüftgelenken stark nach hinten übergelehnt. Ein Loth durch seinen Schwerpunkt, der in der Nähe des Promon-

torium liegt, fällt hinter die Axe, um welche er sich auf den beiden Schenkeln drehen kann. In dieser Lage sind aber die *ligamenta ileofemoralia superiora* (Bertini) bekanntlich in Spannung, umsomehr, wenn die Schenkel gleichzeitig eine etwas auswärts rotirte Stellung einnehmen, wie dies ja in der That der Fall ist. Diese Spannung setzt sich nun ohne alle Beihilfe von Muskelzügen mit der nach hinten drehenden Wirkung der Schwere und dem Widerstande der Gelenkflächen in stabiles Gleichgewicht. Die Resultirende der Schwere (welche hinten abwärts zieht) und der Bänderspannung (welche vorn abwärts zieht) geht durch die Drehungsaxe. Man kann die Sache anschaulich auch so ausdrücken: der natürlich Stehende lässt seinen Rumpf so lange hinten übersinken, bis er durch die sich vorn anspannenden Bänder aufgehalten wird.

3. Wir haben jetzt also die Berechtigung, auch die Oberschenkel in der in Rede stehenden Stellung mit dem Rumpfe starr verbunden zu denken. Der Schwerpunkt dieses ganzen Systems liegt zwar in horizontaler Projection hinter den augenblicklichen Drehungsaxen der gestreckten Kniegelenke und die eigentlichen Bänder dieses Gelenkes widersetzen sich einer Beugung nicht. Gleichwohl wird das somit vorhandene beugend wirkende Moment der Schwere mittelbar doch auch wesentlich durch Bänderspannung aufgewogen. Vor allem ist zu beachten, dass es überhaupt sehr klein ist, weil das Loth durch den Schwerpunkt aller über dem Knie liegenden Theile sehr nahe hinter den Drehaxen der Kniegelenke herunterfällt. Das Band, welches sich seiner Wirkung mittelbar widersetzt, ist wiederum das in seiner Wichtigkeit für das Stehen schon nach einer Seite gewürdigte *lig. ileofemorale superius*. Man bedenke nämlich, dass zum Schluss der Streckung des Kniegelenkes der Oberschenkel — wenn dieser als beweglich angesehen wird — wegen der horizontalen Krümmung seines *condylus internus* — eine kleine Rotation nach innen erleidet, dass also umgekehrt die Beugung mit einer kleinen Rotation nach aussen nothwendig beginnen muss. Alles, was sich dieser hindernd entgegenstellt, muss also auch den Beginn der Beugung verhindern. Eine solche Hemmung für fernere Rotation nach aussen giebt aber unter den vorhandenen Bedingungen das schon vollständig gespannte *lig. superius* ab — es widersetzt sich also in höherem oder niederem Grade der gleichzeitigen Beugung beider Kniegelenke bei feststehenden Füssen, welche Bewegung die Schwere der über dem Knie befindlichen Körpertheile hervorzubringen strebt. Ob übrigens nicht eine ganz unbedeutende Anspannung der *extensores cruris* zur Steifung des Kniees mit beiträgt, mag dahingestellt

bleiben. Es ist nicht unwahrscheinlich, da die genannten Muskeln bei sehr anhaltend fortgesetztem Stehen einigermassen ermüden.

4. Es erübrigt noch zu untersuchen, wie der jetzt als unveränderlich in sich nachgewiesene Complex von Rumpf und den ganzen Beinen verhindert wird, auf den Astragalusrollen zu gleiten. Ein Loth durch den Schwerpunkt des Gesammtkörpers, mit Ausschluss der Füsse, fällt vor die Drehaxe der Astragalusrollen. Die Schwere erstrebt also eine Beugung (Dorsalflexion) des Fussgelenkes. Diese kann unter den gegebenen Bedingungen — namentlich wegen der Divergenz der Beugungsebenen bei auswärts gerichteten Füssen — ohne gleichzeitige Beugung der Kniee und damit nothwendig verbundener Auswärtsrollung im Hüftgelenke nicht geschehen. Alle Kräfte, welche sich dem Obigen zufolge diesen beiden letzteren Bewegungen widersetzen, hemmen also auch das Vornüberfallen des Körpers in den Fussgelenken. Indessen dürften diese Kräfte für sich doch nicht ganz ausreichen und noch eine geringe Spannung der Wadenmuskeln erforderlich sein.

Wir haben somit den g a n z e n Körper in der gedachten Lage seiner Theile nachgewiesen als ein Ganzes, auf das die vorhandenen Kräfte — darunter allerdings einige Muskelzüge — nicht formverändernd einwirken können. Es darf also betrachtet werden wie ein vollkommen starrer Körper, und er bleibt auf den Fusssohlen stehen, wenn das Loth durch seinen Schwerpunkt zwischen dieselben fällt. Dies ist aber der Fall, denn wir sahen den Schwerpunkt des Gesammtkörpers, mit Ausschluss der Füsse, in horizontaler Projection dicht vor den Astragalusrollen. Die Hinzunahme der Füsse selbst kann denselben kaum merklich verrücken.

Der Mensch vermag sich auf ganz oder nahezu wagrechtem Boden mit ausschliesslicher Anwendung der Beine auf unendlich mannigfaltige Weise in beliebiger Richtung fortzubewegen. Es giebt also unendlich viele verschiedene Arten des Gehens. Unter allen ist jedoch e i n e ausgezeichnet, welche allein für die Zwecke des Lebens in der Regel verwendbar ist — der „natürliche Gang nach vorwärts“. Er geschieht bei möglichst grosser Geschwindigkeit und Sicherheit mit möglichst kleinem Aufwande von Muskelarbeit. Der natürliche Gang so definirt müsste sich *a priori* aus der Einrichtung des Skeletes ableiten lassen. Wir müssen uns jedoch hier begnügen, die denselben zusammensetzenden einzelnen Bewegungen als gegeben durch die Beobachtung zu beschreiben. Das Folgende wird also streng

genommen mehr eine Geometrie als eine eigentliche Mechanik des menschlichen Ganges enthalten. Nur so viel lässt sich im Allgemeinen ohne Rechnung in Bezug auf die den Gang bewirkenden Kräfte ersehen. Es sind deren wesentlich drei, die während des Gehens auf die Masse des Körpers einwirken: 1. Die Streckkraft des hinten an den Boden angestemmten Beines. Sie strebt, den Körper in der Richtung der Verbindungslinie des Stützpunktes (Grosszehenballen) und Schenkelkopfes zu beschleunigen. 2. Die Schwere, die bekanntlich den Körper lothrecht abwärts beschleunigt. 3. Der Widerstand des umgebenden Mediums, der jede irgendwie gerichtete Bewegung verzögert. Da nun das schliessliche Resultat der Wirkung dieser drei Kräfte — abgesehen von sehr unbedeutenden periodischen lothrechten Schwankungen — eine wagrechte Fortbewegung des Schwerpunktes mit annähernd unveränderter Geschwindigkeit ist, da also weder Beschleunigung noch Verzögerung statthat, so müssen sich die Kräfte, wenn einmal der Körper in gleichförmigen Gang gekommen ist, im Ganzen Gleichgewicht halten.

Man weiss aus der alltäglichen Erfahrung, dass beim Gehen in regelmässiger Wiederholung Zeiträume vorkommen, während welcher das eine Bein frei schwebend am Rumpfe hängt und nur das andere Bein den Boden berührt. Wir wollen vom Ende eines solchen Zeitraumes ausgehen. Stellen wir uns insbesondere den Augenblick vor, in welchem das rechte Bein aufhört frei zu hängen und vorn auf den Boden aufgesetzt wird. Bei den meisten Arten des natürlichen Gehens in mässiger Geschwindigkeit geschieht dies Aufsetzen so, dass die Ferse des aufgesetzten Fusses vor dem Loth durch den Schwerpunkt des Körpers steht. Es muss alsdann nothwendig ein Zeitraum folgen, während dessen beide Füsse den Boden berühren. In der That würde in der gedachten Lage der Körper nach hinten herunter sinken, wenn der linke Fuss sofort den Boden verliesse. Es bleibt daher das linke Bein an den Boden angestemmt und fährt auch in seiner Verlängerung*) (durch Streckung der Gelenke) fort so lange, bis es den Schwerpunkt senkrecht über das Fussgelenk der rechten Seite geschoben hat. Das rechte eben aufgesetzte Bein verkürzt sich während dieses Zeitraums durch Beugung im Knie ein wenig, denn sonst müsste sein Schenkelkopf beim Vorwärtsrücken ein wenig steigen, was nicht der Fall ist, im Gegentheil sinkt in der Regel beim Gehen der Schwerpunkt (und mithin auch der Schenkelkopf) um einige Centimeter gegen Ende des hier in Rede

*) Unter der Länge des Beines ist hier allemal der gerade Abstand des Schenkelkopfes von dem am Boden angestemmten Punkte des Fusses zu verstehen.

stehenden Zeitraumes, um freilich im Beginne des folgenden wieder um ebensoviel gehoben zu werden.

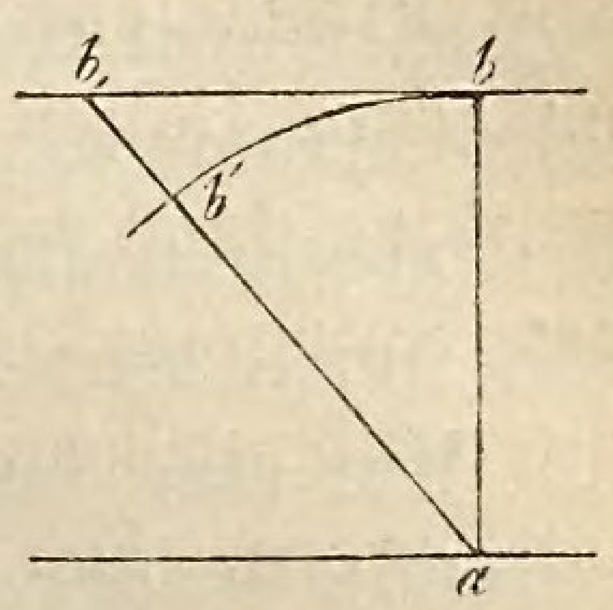
Ist nun der Schwerpunkt senkrecht über die Astragalusrolle des rechten Beines (oder eine Spur weiter nach vorn) gekommen, dann hat das linke, hinten angestemmte Bein durch Ausstreckung im Knie und Fussgelenk seine grösste Länge erreicht und berührt nur noch mit dem Ballen (Metatarsusköpfchen) den Boden. In diesem Momente wird es dann vom Boden gelöst durch eine es verkürzende Beugung des Kniegelenkes. Es beginnt jetzt, während das rechte Bein allein die Unterstützung des Körpers besorgt, die Schwingung des linken nach vorn. Der senkrechten Lage sich nähernd, muss es sich immer mehr verkürzen, um nicht den Boden zu berühren. Dies geschieht durch Erhebung der anfangs ganz ausgestreckten Fussspitze. Nachdem es die senkrechte Lage schwingend überschritten hat, lange vorher also schon an dem stemmenden rechten Beine vorübergegangen war, wird es wieder so weit verlängert, dass es den Boden berührt, angehalten wird und nun also vor dem Loth durch den Schwerpunkt aufsteht, genau in derselben Lage, in welcher wir vorher das rechte Bein auftreten sahen.

Die Schwingung, durch welche das hängende Bein an dem stemmenden vorüber nach vorn geführt wird, geschieht ganz ohne Aufwand von Muskelarbeit unter dem ausschliesslichen Einfluss der Schwere, wie die Schwingung eines gewöhnlichen Pendels. Die ungestörte Ausführung solcher Pendelschwingungen ist hauptsächlich dadurch bedingt, dass der Schenkelkopf in der Hüftpfanne fast gar keinen Reibungswiderstand erleidet, weil der ihn in dieselbe eindrückende Luftdruck fast ganz durch die Schwere des Beines aufgewogen wird, und also nur ein höchst unbedeutender, Reibung bedingender Druck der Gelenkflächen gegen einander übrig bleibt. Dass die Schwingung des Beines ganz unabhängig von den willkürlichen Muskelanstrengungen ist, hat nicht nur den Vortheil der Kraftersparniss, sondern erleichtert auch in hohem Grade die grosse Regelmässigkeit des Ganges, die ohne diesen Umstand kaum begreiflich wäre. Sobald nämlich jetzt das gehende Subject nur darauf achtet, das schwingende Bein immer in demselben Stadium der Schwingung zu unterbrechen, so ist die vollendete Regelmässigkeit des Ganges gesichert, denn zu demselben Bruchtheil einer ganzen freien Schwingung braucht das Bein immer dieselbe Zeit.

Wir haben jetzt zu fragen: welche Bewegung macht das an den Boden angestemmte rechte Bein, während das linke die soeben beschriebene Pendelschwingung ausführt? Beim Beginne dieses Zeitraumes verliessen wir dasselbe in einer Stellung, bei welcher der

Schwerpunkt des Körpers um ein Kleines weiter vorn als seine Fussgelenkaxe lag und bei welcher ausserdem sein Schenkelkopf der Fussspitze durch einige Beugung der Gelenke um ein Gewisses angenähert war. Ist *a* Fig. 4 der Stützpunkt des rechten Fusses, *b* die Lage des rechten Schenkelkopfes in dem Momente, in welchem der linke Fuss vom Boden gelöst wird, so würde bei unverändert gedachtem rechten Bein in der nächsten Zeit *b* den Kreisbogen *bb'* beschreiben; wenn aber während derselben das Bein sich um die Grösse *b,b'* verlängert, so kommt der Schenkelkopf nach *b,*, d. h. er wird in gleicher Höhe wagrecht nach vorn geschoben. Die Verlängerung des Beines geschieht anfänglich durch Streckung im Kniegelenk, dann durch Streckung des Fussgelenkes mit Hebung des hinteren Theiles der Sohle vom Boden. Diese wird also während der Streckung gewissermassen vom Boden abgewickelt, wenn auch in etwas anderer Weise als die Felgen eines Rades. Noch ehe nämlich die Sohle den Boden verlässt, rückt der eigentliche Stützpunkt in derselben nach vorn — d. h. der Punkt, durch welchen die Resultirende der Körperlast und der Reaction der Streckkraft des Beines geht. Ist er bis zu dem Metatarsusköpfchen gekommen, so wird nun die ganze mechanisch bereits abgewickelte, d. h. entlastete Sohle auf einmal erhoben

Fig. 4.

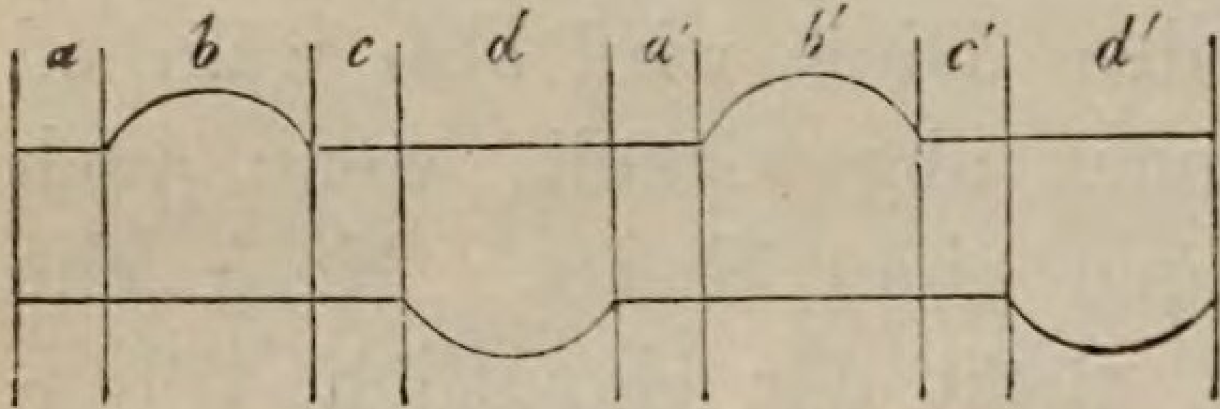


Während der soeben beschriebene Vorgang, bei welchem der Schenkelkopf horizontal nach vorn geht, dauert, tritt nun der vorhin erwähnte Augenblick ein, in welchem der linke bisher schwebende Fuss vorn den Boden berührt. Alsdann ist von dem Augenblicke, den wir als Ausgangspunkt wählten, gerechnet, „ein Schritt" vollendet. Es beginnt nun ein neuer Schritt, in welchem der linke Fuss genau dieselben Bewegungen in derselben Reihenfolge macht, welche wir während des ersten Schrittes am rechten beobachteten, und ebenso thut der rechte Fuss im zweiten Schritte dasselbe, was im ersten der linke that. Im zweiten Schritte also, um es genauer zu sagen, verkürzt sich anfangs das linke Bein noch etwas, bis der Schwerpunkt des Körpers über seine Fussgelenksaxe gekommen ist. Von diesem Moment an — in welchem der bis dahin angestemmte und möglichst ausgestreckte rechte Fuss den Boden verlässt, um seine Pendelschwingung zu beginnen — verlängert sich das linke Bein und schiebt so den nicht vollständig unterstützten Körper im Vereine mit der Schwere horizontal nach vorn. Ist während dessen der rechte Fuss in seiner Schwingung am linken vorbei gehörigen Orts angekommen, so wird er zum zweiten Male auf dem Boden aufgesetzt

und es beginnt jetzt der dritte Schritt, der sich vom ersten in nichts unterscheidet. So kann sich dieselbe Bewegungsfolge beliebig oft wiederholen. Man kann ganz allgemein sagen: In zwei Zeitpunkten, welche um zwei Mal eine Schrittdauer auseinanderliegen, befindet sich der ganze Körper und namentlich jedes Bein in gleicher Lage und gleichem Bewegungszustande. In einem Zeitpunkte, der um eine Schrittdauer von einem andern absteht, befindet sich das rechte Bein in derjenigen Lage und demjenigen Bewegungszustande, in welchem sich im andern Zeitpunkte das linke befand und *vice versa.*

Um eine bequeme Uebersicht über die gleichzeitigen Bewegungszustände beider Beine zu haben, werfe man einen Blick auf nachstehendes Schema (Fig. 5). In der oberen Linie sind die Zustände des linken, in der unteren die des rechten Beines dargestellt, und zwar bedeutet ein gerades Stück Aufstehen des Fusses auf dem Boden, ein Bogen Schwingen desselben durch die Luft. Senkrecht übereinander liegende Punkte beider Linien stellen allemal gleichzeitig vorhandene Zustände vor. Die senkrechten Striche scheiden diejenigen Zeiträume, während welcher beide Füsse den Boden berühren, von denen, während welcher der eine Fuss frei hängt. Die Figur beginnt mit dem Zeitpunkte, mit welchem wir unsere Betrachtung begannen, in welchem also der rechte Fuss vorn auf den Boden gesetzt wird, während der linke ebenfalls noch bis zum Schluss des Zeitraums *a* den Boden berührt. Der Zeitraum *a* + *b* ist die Dauer eines Schrittes, man sieht im Schema deutlich, dass nach Verfluss desselben das linke Bein dieselbe. Reihe von Bewegungen beginnt, welche im ersten Zeitraum das rechte Bein gemacht hatte. Die Darstellung des zweiten Schrittes unter *c d* kann demnach aus der ersten unter *a b* erhalten werden, wenn man die Figur um eine wagrechte Axe umdreht, so dass die obere Linie zur unteren (das rechte Bein bedeutenden) wird. Im Ganzen umfasst die Figur die Zeit von vier Schritten, daher die zweite Hälfte *a' b' c' d'* eine identische Wiederholung des ersten Theiles sein muss.

Fig. 5.

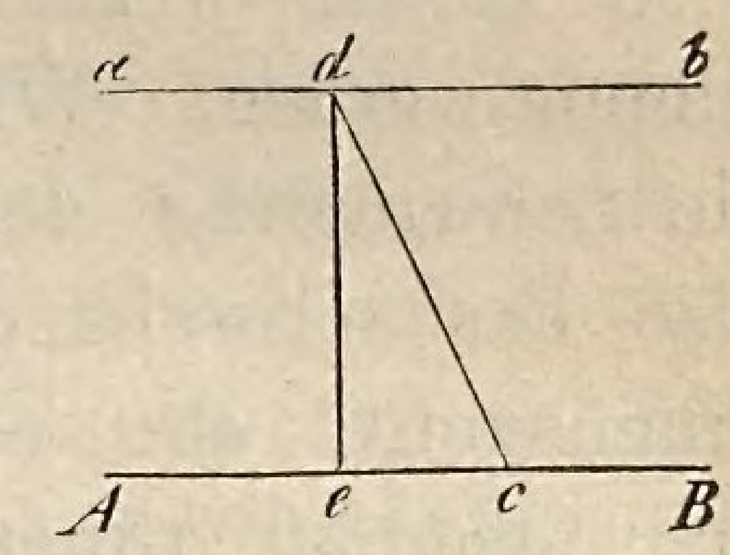


Die Geschwindigkeit des Gehens ist natürlicher Weise der Schrittlänge direct, der Schrittdauer umgekehrt proportional. Diese beiden Grössen sind aber beim ungezwungenen natürlichen Gehen in einer sehr merkwürdigen Weise von einander abhängig. Wenn die eine gegeben ist, so ist die andere auch gegeben oder wenigstens nur noch zwischen sehr engen Grenzen veränderlich, vorausgesetzt, dass man der Schwingung des hängenden Beines ihren

Lauf lässt — sie durch Muskelanstrengung weder beschleunigt, noch verzögert.

Um den nothwendigen Zusammenhang zwischen Schrittlänge und Schrittdauer leicht zu übersehen, geht man am besten von einer Grösse aus, von welcher sie beide bedingt sind, nämlich von der Höhe, in welcher die Schenkelköpfe bei einer gegebenen Gangart über dem Boden getragen werden. Ist diese Höhe gegeben, so ist damit die Schrittlänge ganz vollständig und eindeutig bestimmt. Natürlich muss ausserdem noch die Länge der Beine bekannt sein, welche die zu untersuchende Gangart bewerkstelligen. In der That kann die Stellung der Füsse, während sie gleichzeitig den Boden berühren, nur eine einzige sein, sobald die Höhe der Schenkelköpfe über dem Boden gegeben ist. In dem Momente nämlich, wo das hinten angestemmte Bein bis zum Maximum ausgestreckt ist, muss nothwendig der Schwerpunkt des Körpers senkrecht über der vorn aufgesetzten Ferse liegen, weil dieser nunmehr die Last des Körpers überantwortet werden muss. Ist also z. B. *A B* in Fig. 6 der Boden, *a b* die wagrechte Linie, in welcher der eine Schenkelkopf getragen wird, und ist *d c* die bekannte Länge des maximal gestreckten Beines, so kann dies auch keine andere Richtung haben als *d c*. Fällt man also von *d* ein Loth *d e* auf den Boden *A B*, so hat man die Lage der Ferse des vorn aufgesetzten Fusses. Die Entfernung von *e* bis zu dem Punkte, wo die Ferse des hinten jetzt bei *c* blos noch mit dem Ballen angestemmten Fusses anfänglich stand, ist also eine Schrittlänge. Die Schrittlänge ist demnach die Kathete *e c* eines rechtwinkeligen Dreieckes, dessen eine Kathete die Höhe der Schenkelköpfe über dem Boden, dessen Hypothenuse die maximale Länge des stemmenden Beines ist — vermehrt um die abgewickelte Fusssohle. Bei gleicher Beinlänge wird also die Schrittlänge um so grösser, je tiefer die Schenkelköpfe getragen werden (denn um so kleiner ist die Kathete *d e* unseres Dreiecks).

Fig. 6.



Die Schrittdauer ist ebenfalls fast vollständig bestimmt durch die Höhe der Schenkelköpfe über dem Boden, und zwar ist sie um so kleiner, je geringer jene Höhe ist. Je niedriger nämlich die Schenkelköpfe getragen werden, um so schräger kommt offenbar das stemmende Bein zu liegen. Dadurch wird aber die nicht aufgewogene Componente der Schwerkraft, welche den Körper im Kreise herabzuführen strebt, vergrössert. Es muss deswegen die Ausstreckung des stemmenden Beines, um das Sinken zu verhindern, rascher vollzogen werden, als wenn bei höherer Lage der Schenkelköpfe diese

weiten Abweichungen des stemmenden Beines vom Loth gar nicht vorkämen. Da aber das schwebende Bein spätestens in dem Augenblicke auf den Boden gesetzt werden muss, in welchem das stemmende das Maximum seiner Streckung erreicht hat, so muss man jenes eben früher in seiner Schwingung (ehe es weit über das Loth nach vorn hinausgegangen ist) unterbrechen, wenn das stemmende Bein rasch, als wenn es langsamer gestreckt wird. Dadurch wird also der in Fig. 5 mit *b* bezeichnete Theil der Schrittdauer verkürzt. Denn wenn auch bei niedrigen Schenkelköpfen der Ausschlag einer ganzen Pendelschwingung des Beines grösser ist als bei höher getragenen Schenkelköpfen, so braucht doch das Bein zur Vollendung des kleinen Bruchtheiles der ganzen (grösseren) Schwingung weniger Zeit als zur Vollendung eines grösseren Bruchtheiles einer ganzen Schwingung von kleinerem Ausschlag, die bei höheren Schenkelköpfen aus den angeführten Gründen abgewartet werden kann, weil eine ganze grössere Schwingung von demselben Pendel bekanntlich in nahezu derselben Zeit ausgeführt wird als eine solche kleineren Ausschlages. Aber auch der in Fig. 5 mit *a* bezeichnete Theil der Schrittdauer wird kürzer werden müssen, wenn die Schenkelköpfe niedriger getragen werden. Wir sahen eben, dass bei niedrigen Schenkelköpfen die Schwingung des Beines früh unterbrochen werden muss, dass also das schwebende Bein nicht so weit nach vorn über das Loth hinausgeht, ehe es aufgesetzt wird; daher kann dann auch der Schwerpunkt früher (vom Augenblick des Aufsetzens an gerechnet) über seine Ferse kommen, mit welchem Ereigniss der Zeitraum *a* (Fig. 5) abschliesst.

Beim allerschnellsten Gehen wird in demselben Augenblicke, in welchem vorn der eine Fuss den Boden berührt, der andere hinten bis dahin angestemmte vom Boden gelöst, verschwindet also der Zeitraum *a* vollständig. Diese Gangart ist die Grenze des Laufens, das sich im Wesentlichen dadurch vom Gehen unterscheidet, dass an die Stelle eines Zeitabschnittes, wo beide Füsse den Boden berühren, ein solcher tritt, während dessen beide in der Luft schweben.

Es ergiebt sich aus dieser Betrachtung also der höchst merkwürdige Satz, dass ein kurzer Schritt bei ungezwungenem Gehen mehr Zeit erfordert als ein langer — ein Satz, den übrigens Jeder durch aufmerksame Selbstbeobachtung leicht bestätigen kann.

Bei jedem Gehen muss ein Loth vom Schwerpunkt des Rumpfes (ohne die Beine) vor die gemeinsame Drehaxe beider Hüftgelenke fallen, damit ein nach vorn drehendes Moment der Schwere dem nach hinten drehenden Momente des Luftwiderstandes Gleichgewicht halte. Diese Neigung des Rumpfes nach vorn muss natürlich um

so grösser sein, je rascher der Gang ist. Denn da der Luftwiderstand mit der Geschwindigkeit wächst, so muss auch das ihm entgegenwirkende Moment der Schwere grösser gemacht werden, um das Gleichgewicht zu erhalten. Dies geschieht aber durch weiteres Vorneigen des Rumpfes, weil dadurch die Entfernung des Lothes durch den Schwerpunkt von der Drehaxe, d. h. der Hebelarm des Momentes wächst.

Es ist leicht zu beobachten, dass beim Gehen auch seitliche Schwankungen vorkommen, doch sind dieselben von untergeordneter Bedeutung gegenüber den betrachteten Bewegungen in der Profilprojection.

II. Stimme und Sprache.

Dass im Ausführungsgange des Athmungswerkzeuges im Allgemeinen die physikalischen Bedingungen zur Tonerzeugung nach Art von Zungenwerken gegeben sind, ist leicht zu sehen. Man hat einen von der ausgeathmeten Luft durchströmten Kanal, gebildet aus Luftröhre, Rachenraum, Mund- und Nasenhöhle (dass er sich zuletzt in zwei Aeste, eben in Mund- und Nasenhöhle theilt, kann der Tonerzeugung an sich nicht hinderlich sein). In diesen Kanal ragen an einer Stelle — am obern Ende der Luftröhre — dünne elastische Platten hinein, welche die Oeffnung des Kanals verengern — unter Umständen bis zum vollständigen Verschluss. Es hindert uns also nichts, anzunehmen, dass diese elastischen Platten, „die unteren oder wahren Stimmbänder", durch das Vorbeistreichen des Luftstromes in vibrirende Bewegung versetzt werden, ganz ebenso wie die „Zungen" genannten elastischen Platten vieler musikalischen Instrumente, z. B. der bekannten Harmonika. Da nun solche Zungen bei ihren Schwingungen die Ausflussöffnung abwechselnd verengern und erweitern, so werden sie den Luftstrom in einzelne Stösse verwandeln, welche sich als Schwingungen in der Luft fortpflanzen. Bei gehöriger Frequenz der Schwingungen wird dies einen hörbaren Ton geben.

Dass dieser Vorgang an den unteren Stimmbändern des menschlichen Kehlkopfes wirklich vorkommen kann, davon überzeugt man sich auf die einfachste Weise durch den Versuch, indem man den herausgeschnittenen Kehlkopf einer Leiche von der Luftröhre her anblässt; es kann dabei alles über den Stimmbändern Gelegene entfernt werden. Sobald nur diese selbst in der gehörigen Verfassung und Stellung (die wir bald kennen lernen werden) sich befinden und der Luftstrom die erforderliche Stärke hat, so sieht man ihre Vibrationen und hört den dadurch erzeugten Ton.

Die Tonhöhe ist gegeben durch die Anzahl von Vibrationen,

welche die im Stimmapparate vorhandenen elastischen Gebilde in der Zeiteinheit ausführen, und es müssen alle Umstände, welche ihre Vibrationen beschleunigen, den Ton erhöhen und umgekehrt.

Eine vibrirende Masse vollendet ihre Vibration in um so kürzerer Zeit, je kleiner sie ist und je grösser die Kräfte sind, welche sie in ihre Gleichgewichtslage zurückzuführen streben. So vibrirt z. B. von zwei gleich stark gespannten Saiten die dickere langsamer als die dünnere, wegen grösserer Masse bei gleichen bewegenden Kräften, und von zwei gleich dicken Saiten vibrirt die stärker gespannte schneller wegen grösserer bewegender Kraft für dieselbe Masse.

Unter den Kräften, welche eine zur Tonerzeugung dienende Zunge in ihre Gleichgewichtslage zurückführen, steht in der Regel — und so auch bei den Stimmhäuten des Kehlkopfes — obenan die elastische Spannung. In der That scheint auch die Tonhöhe der menschlichen Stimme in erster Linie vom Spannungsgrade der Stimmbänder abhängig zu sein. Es ist übrigens zu beachten, dass diese Spannung vorzugsweise von zwei Umständen abhängt: einmal nämlich vom directen Abstande zwischen Ursprung und Ansatz der Stimmhäute, und zweitens von der Stärke des anblasenden Luftstromes. Vor einem solchen kommt nämlich dem Stimmband eine neue, etwas vorgebauchte Gleichgewichtslage zu, welche demnach eine grössere Länge und mithin grössere Spannung bedingt, als wenn das Band gerade zwischen den Ansatzpunkten überspränge. Dass die fragliche Ausbauchung vor einem Luftstrom mit dessen Stärke wächst, versteht sich von selbst.

Am herausgeschnittenen Kehlkopfe hört man sehr deutlich den Ton steigen, wenn unter sonst gleichbleibenden Umständen die Stimmbänder stärker gespannt werden indem ihr Ursprung an der *cart. thyreoidea* von ihrem Ansatz an den *cart. arytaenoideis* entfernt wird. Es geschieht dies, wie die Anatomie zeigt, durch Senkung des Schildknorpels resp. Hebung des Ringknorpels vorn. Dass dies beim lebenden Kehlkopfe gerade so ist, kann man leicht beobachten.

Man bemerkt nämlich beim Singen einer Tonleiter in möglichst unveränderter Stärke beim Steigen des Tones eine Annäherung des vorderen unteren Randes vom Schildknorpel an den Ringknorpel, wenn man den Finger auf das *lig. crico-thyreoideum*, d. h. den Raum zwischen den beiden genannten Knorpeln vorn auflegt.

Auch der Einfluss der Luftstromstärke auf die Tonhöhe vermittelst der Stimmbandspannung kann am todten sowohl als am lebenden Kehlkopf nachgewiesen werden. Am ersteren sieht man deutlich bei stärkerem Anblasen die Stimmbänder sich ausbauchen und dabei die Tonhöhe steigen. Und bei einem singenden Menschen

steigt auch mit Vermehrung der Windstärke die Tonhöhe öfters unwillkürlich, wenn nicht andere Mittel zu Hilfe genommen werden, um sie sinken zu lassen. Es muss, wenn dies richtig ist, nachdem bei einem schwachen Luftstrom alle anderen Hilfsmittel, den Ton zu vertiefen, erschöpft sind, in der weiteren Schwächung des Luftstromes noch ein neues gefunden werden. In der That kann Jeder bekanntlich — und das ist nur ein anderer Ausdruck für das eben Gesagte — die tiefsten ihm überhaupt möglichen Töne nur in der geringsten Stärke, d. h. bei schwächstem noch tonerzeugenden Luftstrom hervorbringen. Umgekehrt kann man die höchsten möglichen Töne nur fortissime singen, weil eben, wenn alle anderen auf Erhöhung des Tones abzielenden Veranstaltungen getroffen sind, durch Verstärkung des Luftstromes der Ton immer noch etwas erhöht werden kann.

In vielen künstlichen Zungeninstrumenten spielt unter den die Vibrationsdauer der Zunge bestimmenden Kräften neben der Elasticität derselben noch eine andere eine wesentliche Rolle, nämlich die periodischen Dichtigkeitsänderungen der die Zunge umgebenden Luft, die natürlicher Weise entweder in demselben oder in entgegengesetztem Sinne wie die Elasticität wirken und so die Vibrationsdauer derselben verkürzen oder verlängern können. Diese Dichtigkeitsänderungen entstehen bei solchen Instrumenten durch die Reflexion der ursprünglich von der Zunge selbst herrührenden Erschütterungen an den Grenzen der benachbarten Lufträume. Sind diese in gewissen Entfernungen, so lassen die reflectirten Erschütterungen die der Zunge für sich eigenthümliche Vibrationsdauer bestehen, und der eigene Ton derselben wird einfach durch „die Resonanz der genannten Lufträume verstärkt". Haben die Entfernungen nicht gerade diese bestimmten Grössen, so resultirt aus der Elasticität und den Wirkungen der periodisch wiederholten Erschütterungen eine neue Oscillationsdauer und die Zunge lässt einen von ihrem Grundton abweichenden hören. Die Verbindung einer Zunge mit einem resonirenden Luftraum, der vor oder hinter der Zunge liegen kann, nennt man bekanntlich eine „Zungenpfeife" und weiss, dass deren Ton von der Länge der Pfeife ebensowohl abhängt, wie von der Spannung der Zunge.

Am menschlichen Stimmorgan sind nun geschlossene Lufträume vorhanden: hinter den Zungen die Luftröhre, vor den Zungen die Rachenhöhle nebst Mund- und Nasenhöhle. Da ihnen Resonanzfähigkeit von vornherein nicht wohl abzusprechen ist, so sollte man meinen, dass ihre Grösse und Gestalt von wesentlichem Einflusse auf die Tonhöhe sein müsste. Gleichwohl scheint dies nicht in erheblichem Grade der Fall zu sein. An todten Kehlköpfen hat man bei

genauen Versuchen niemals eine Aenderung der Tonhöhe wahrgenommen, wenn man unter sonst gleichbleibenden Umständen die Luftröhre lang oder kurz liess. Der lebende Mensch kann während des Singens eines Tones den Mund öffnen, schliessen und sonstige Veränderungen damit vornehmen, ohne dass derselbe durch compensirende Veränderungen an den Zungen — die doch subjectiv bemerkbar sein würden — auf seiner Höhe erhalten zu werden brauchte.

Ferner steigt beim Singen einer Tonleiter mit Erhöhung des Tones der ganze Kehlkopf gegen den Unterkiefer herauf. Auch dies spricht gegen eine Wirkung der Resonanz auf die Tonhöhe, denn eine Verlängerung der Pfeife — hier der Luftröhre — müsste sonst, wenn sie überhaupt Einfluss haben sollte, den Ton vertiefen.

Man kann sich von diesem auffallenden Verhalten des menschlichen Stimmorganes einigermaassen Rechenschaft geben, wenn man bedenkt, dass die Wände der lufterfüllten Räume äusserst nachgiebig sind und deshalb keine hinlänglich wirksame Resonanz bedingen, um die mächtigen Zungen des Kehlkopfes merklich zu beeinflussen.

Wenn eine Zunahme der das vibrirende Mobile in die Gleichgewichtslage zurückführenden Kräfte die Vibrationsdauer verkürzen — den Ton erhöhen muss, so muss eine Vermehrung seiner Masse umgekehrt seine Vibrationen verlangsamen — den Ton vertiefen. Dieser Satz erklärt eine sehr wichtige Erscheinung der menschlichen Stimmbildung, nämlich den Unterschied zwischen der Lage der „Brust- und Kopfstimme“. Mit diesen Namen bezeichnet man bekanntlich zwei stetige Reihen von Tönen, welche jeder Kehlkopf hervorbringen kann, die sich wesentlich durch ihre Klangfarbe unterscheiden. Die Töne der einen Reihe oder des einen „Registers“, nämlich der „Bruststimme“, haben einen reicheren, mehr schmetternden, die Töne des andern Registers, der „Kopfstimme“, einen weicheren, mehr flötenartigen Klang. Die Bruststimme umfasst die tieferen, die Kopfstimme die höheren vom betreffenden Kehlkopf hervorzubringenden Töne; einige mittlere Töne des ganzen Stimmenumfanges können in beiden Registern hervorgebracht werden. Aus Versuchen am herausgeschnittenen Kehlkopf ist mit ziemlicher Sicherheit zu entnehmen, dass bei Tönen der Bruststimme die Stimmhäute in ihrer ganzen Breite, vom freien Saume bis zum Rande, der am Ringknorpel angeheftet ist, und in ihrer ganzen Länge vom Schildknorpelwinkel bis zu — und oft mit — den eingewebten Giessbeckenknorpeln an den Schwingungen sich betheiligen. Wenigstens hat der Ton, wenn sich dies ereignet, allemal entschieden den Klang der Brusttöne. Gerathen dagegen blos die dem freien Saume benachbarten Theile der Stimmbänder in schwingende Bewegung, so entstehen Töne von

dem flötenartigen Klange der Kopfstimme. Man ist daher wohl berechtigt zu schliessen, dass auch bei den Kopftönen des Lebenden nicht die ganze Breite der Stimmhäute an der Schwingung theilnimmt. Es begreift sich also leicht, dass im ersten Falle bei gleichen spannenden Kräften wegen der grösseren Masse der Ton viel tiefer ausfallen muss als im letzteren. Es hat nichts Auffallendes, dass der Unterschied so bedeutend ist, dass die meisten Töne der Bruststimme zu tief liegen, um überhaupt noch mit der Kopfstimme durch Erschlaffung der schwingenden Stimmbandsäume erreicht werden zu können, dass also die beiden Stimmregister nur wenige Tonhöhen gemeinschaftlich haben.

Der wirkliche Umfang der menschlichen Stimme hat für verschiedene Individuen auch eine sehr verschiedene Lage in der ganzen Tonreihe, schwankt aber in seiner Grösse im Allgemeinen nicht so beträchtlich. Er beträgt, von ganz ausnahmsweise umfangreichen und von abnorm beschränkten Stimmen abgesehen, meist etwa zwei Octaven oder ein paar Töne mehr. Stimmen, die über drei Octaven gebieten, werden in der Geschichte der Musik als Merkwürdigkeiten besonders verzeichnet. Was die Lage der einzelnen Stimmen betrifft, so versteht es sich von selbst, dass die Stimme des erwachsenen männlichen Kehlkopfes bei seiner grösseren Masse und seinen längeren Stimmbändern tiefer sein wird als die des weiblichen und kindlichen Kehlkopfes, dessen sämmtliche Dimensionen kleiner sind (sich im Durchschnitt zu denen des männlichen = 2 : 3 verhalten). Bekanntlich hebt man in der Musik (rein conventionell) besonders vier Stimmlagen heraus und schreibt jedem Individuum eine derselben zu, wenn seine besten mühelosesten Töne in dieselbe fallen. Sie werden bezeichnet als „Bass“, „Tenor“, „Alt“ und „Sopran“. Verabredetermaassen rechnet die Musik den Bass vom E zum $\bar{f}$, den Tenor vom c zum $\bar{\bar{c}}$, den Alt vom f zum $\bar{\bar{f}}$, den Sopran vom $\bar{c}$ zum $\bar{\bar{\bar{c}}}$. In den Bereich von Bass und Tenor fallen bekanntlich alle normalen Männerstimmen, in den Bereich von Alt und Sopran alle normalen Weiber- und Kinderstimmen. Der Ton $\bar{c}$ (256 Schwingungen) liegt im Bereiche aller normalen menschlichen Stimmen. Beiläufig gesagt mag dies der Grund dafür sein, dass die in der Musik gebräulichen Töne sich um dies $\bar{c}$ als annähernden Mittelpunkt gruppiren. Es steht auf unseren Klaviren z. B. bekanntlich nahezu in der Mitte.

Soll ein Kehlkopf durch den Ausathmungsluftstrom so angesprochen werden, dass er einen Ton seiner Stimmlage angiebt, so muss vor Allem eine Bedingung erfüllt sein, welche im Vorstehenden noch nicht ausdrücklich bezeichnet wurde. Die freien Säume der Stimmbänder müssen nämlich bis zur Berührung oder wenigstens fast

bis zur Berührung einander genähert werden. Hiezu dienen die *cart. arytaenoideae* mit ihrem Muskelapparate. Man hat sie darum auch sehr passend als „Stellknorpel" bezeichnet. Die spaltförmige Oeffnung, die zwischen den freien Rändern der Stimmbänder bei der gedachten Einstellung noch übrig bleibt und die, wenn der Kehlkopf noch ansprechen soll, an der breitesten Stelle jedesfalls nicht über 2 ^{mm} breit sein darf, nennt man Stimmritze (Glottis). Sie bildet sich, wenn sich die *processus vocales* der Stellknorpel aneinanderlegen. Das kann geschehen durch Wirkung der *mm. thyreo-arytaenoidei* oder aber durch Wirkung der *mm. crico-arytaenoidei laterales*, wie man mit dem ersten Blick auf ein Präparat oder auf eine gute Abbildung übersieht. In beiden Fällen bleibt zwischen den inneren Flächen der Stellknorpel noch ein nach vorn spitziges dreieckiges Loch, die (uneigentlicher Weise) sogenannte Athemritze, die jedoch im ersten Falle kleiner ausfallen muss als im zweiten. Durch sie kann die Ausathmungsluft ebenfalls entweichen. Sie kann zum Verschwinden gebracht werden durch Zusammenziehung der *mm. interarytaenoidei*, indem dabei eine Schleimhautfalte von hinten hineingedrängt wird. Ist sie weit offen, so spricht der Kehlkopf nicht an. Der lebende Mensch scheint sie beim Tonerzeugen immer ganz zu verschliessen, wenigstens ist dies in Fällen beobachtet, wo man einem lebenden singenden Menschen einen schrägen Spiegel in die Rachenhöhle hielt, worin man die Stimmritze sehen konnte (Kehlkopfspiegel). Die *mm. crico-arytaenoidei postici* entfernen natürlich die *processus vocales* von einander und richten die Stimmhäute hoch auf, so dass sie nicht gehörig weit in den Binnenraum vorragen; ihre Verkürzung macht also die Stimmbildung unmöglich.

Bei der Herstellung der Stimmritze durch die *mm. thyreo-arytaenoidei* bieten die Stimmhäute dem andringenden Luftstrom mehr Fläche, oder eigentlich sie bieten ihre Fläche mehr senkrecht als bei Herstellung derselben durch die *mm. crico-arytaenoidei laterales*, wo sie etwas schräg aufwärts hineinragen. Bei der letzteren dürfte es daher leichter vorkommen, dass nur die freien Säume in Schwingung gerathen. Sie ist also vielleicht die zur Hervorbringung der Kopftöne gebrauchte Einstellung. Beobachtungen am Lebenden mit dem Kehlkopfspiegel haben ausserdem ergeben, dass bei Kopftönen die Stimmhäute blos von vorn bis zu den Stellknorpeln schwingen, dass sich hingegen bei den Brusttönen diese letzteren selbst an den Schwingungen betheiligen. Ebenso hat sich gezeigt, dass bei den Kopftönen die Stimmritze weiter offen ist als bei den Brusttönen, daher im Allgemeinen ein Brustton bei gleicher Stärke länger angehalten werden kann als ein Kopfton, weil bei ihm die Luft durch die engere Stimmritze nicht so

rasch entweicht. Endlich legt sich der Kehldeckel bei den tiefen Brusttönen weit über die Stimmritze herüber und die Oeffnung zwischen den sogenannten oberen oder falschen Stimmbändern verengert sich bei eben diesen Tönen beträchtlich (ohne jedoch in einen eigentlichen engen Spalt überzugehen).

Der zum Tönen nach den obigen Erörterungen erforderliche Spannungsgrad wird den Stimmbändern gegeben hauptsächlich durch Wirkung zweier Muskelpaare. Einmal durch die *mm. crico-thyreoidei antici*. Dies Muskelpaar dreht den „Spannknorpel" (*cart. thyreoidea*) um eine von rechts nach links gehende Axe vornabwärts. Die Axe verbindet mit einander die beiden Gelenke zwischen den unteren Schildhörnern und dem „Grundknorpel" (*cart. cricoidea*). Bei dieser Drehung wird aber, wie oben schon bemerkt wurde, der Ursprung der Stimmbänder am Spannknorpel von ihrem Ansatz an den Stellknorpeln entfernt. Ferner steht die Spannung der Stimmhäute unter dem Einflusse der *mm. thyreo-arytaenoidei*. Diese sind nämlich an sich schon als integrirende Bestandtheile der Stimmhäute anzusehen, und ihr Contractionsgrad ist also unmittelbar einer von den Factoren, welcher die Gesammtspannung der Stimmhäute ausmacht, dann aber gehen zahlreiche Fasern der genannten Muskeln — am Stellknorpel fleischig entspringend — alsbald in die fibrösen Fasern des Stimmbandes über, so dass ihr Contractionszustand also auch mittelbar Einfluss auf die Spannung der rein fibrösen und elastischen Theile des Stimmbandes hat. Ueber den Grad der Spannung, der im einzelnen Falle wirklich erfordert wird, lässt sich keine numerische Angabe machen. Nur das theoretisch weiter oben schon Abgeleitete kann hier als auch mit der subjectiven Beobachtung übereinstimmend wiederholt werden, dass *ceteris paribus* mit Vermehrung der Spannung die Tonhöhe steigt.

Ist der Kehlkopf, was Stellung und Spannung seiner Theile angeht, in der geeigneten Verfassung, so muss ihn ein Luftstrom durchstreichen, dessen Stärke zwischen gewissen Grenzen eingeschlossen ist, wenn er ansprechen soll. Auch hat, wie oben schon theoretisch begründet wurde, die Schwankung der Stärke zwischen diesen Grenzen mittelbar Einfluss auf die Tonhöhe. Das Einzige, was sich in Beziehung auf die hier in Rede stehende Grösse von numerischen Angaben beibringen lässt, sind einige manometrische Messungen, welche den Druck der strömenden Luft hinter der Stimmritze (in der Luftröhre) messen. Die Messungen sind an einem Menschen mit Luftröhrenfistel gemacht. Der Druck in der Luftröhre betrug, wenn er einen mittleren Ton sang, 160 ^{mm} Wasser, wenn der Ton ohne stärker zu werden höher wurde, stieg der Druck auf 200 ^{mm}. Wenn der

Mensch seinen Namen ausrief, war der Druck 945 ^{mm}. Todte Kehlköpfe sprechen schon bei 13 bis 25 ^{mm} Wasserdruck an, und bei ihnen erfordern hohe Töne im Fortissimo nur 80 bis 135 ^{mm}. Mit dem blossen Drucke in der Luftröhre ist aber die Stromstärke natürlich noch gar nicht bekannt, ja selbst wenn die in der Zeiteinheit ausgeströmte Luftmenge (über die allerdings auch einige Messungen vorliegen) gleichzeitig bekannt wäre, so kennte man noch nicht die Stromgeschwindigkeit in der Stimmritze, weil die Grösse und Form dieser selbst von wesentlichem Einfluss ist.

Eine zweite bedeutungsvolle Function der Organe am Eingange des Athmungswerkzeuges ist die Sprache. Sie besteht — wie bekannt — aus einer Reihe eigenthümlicher Expirationsgeräusche, bald mit, bald ohne Begleitung der (tönenden) Stimme. Die Anzahl der wesentlich verschiedenen tönenden oder tonlosen Geräusche, aus deren verschiedenartiger Combination sich eine bestimmte Sprache zusammensetzt — die Zahl der „elementaren Laute" einer Sprache — ist in der Regel sehr gering. In der deutschen Sprache (die hier ausschliesslich berücksichtigt werden soll) dürften etwa, wenn man von dialektischen und individuellen Eigenthümlichkeiten absieht, 28 elementare Laute anzunehmen sein, die übrigens nicht alle durch einfache Zeichen vertreten sind. Auch fallen keineswegs etwa 25 von ihnen mit den 25 Buchstaben des Alphabets zusammen. Im möglichsten Anschluss an die gewöhnliche Schrift dürften sie folgendermaassen zu bezeichnen sein (die Reihenfolge wird sich im weiteren Verlaufe der Darstellung rechtfertigen): *h*, *a*, *ä*, *e*, *ö*, *o*, *u*, *ü*, *i*; *b*, *p*, *w*, *f*, *m*; *d*, *t*, *s*, *sz*, *l*, *r*, *n*; *g*, *k*, *j*, *ch* (nach *e* und *i*), *ch* (nach *a*, *o* und *u*), *ng*; *sch*.

Der oberflächlichsten Beobachtung kann es nicht entgehen, dass die Sprachlaute in zwei streng gesonderte Classen zerfallen. Zu Hervorbringung eines Lautes der einen Classe ist an irgend einer Stelle des Mundkanales eine bedeutende Verengerung, resp. vollständiger Verschluss nöthig; bei Bildung der Laute der andern Classe strömt die Ausathmungsluft ungehindert durch den Mundkanal. Diese letztere Classe, mit deren Betrachtung wir beginnen wollen, enthält zunächst den in der deutschen Schrift mit *h* bezeichneten Laut. Er entsteht, wenn man bei überall weit offenem Mundkanale und weit offener Stimmritze, die also nicht tönen kann, eine kräftige Exspiration vollzieht. *h* ist also ein tonloses blasendes Geräusch.

Die sämmtlichen übrigen Laute der in Rede stehenden Classe werden beim eigentlichen Sprechen (im Gegensatze zum Flüstern)

vom Tone der Stimme begleitet, erfordern also zu ihrer Hervorbringung eine Exspiration durch die zum Tönen eingestellte — enge — Stimmritze. Diese Laute bezeichnet die Grammatik als „Vocale“. Sie unterscheiden sich durch die Weite und Gestalt des Mundkanales und Rachenraumes. Zur Bildung eines reinen *a* rückt der Kehlkopf ein wenig gegen das in der Ruhelage verharrende Zungenbein herauf, die Zunge liegt auf dem Boden der Mundhöhle, das etwas gehobene Gaumensegel verschliesst den Weg von der Rachen- in die Nasenhöhle. Die Form der Mundspalte kann beim *a* innerhalb weiter Grenzen schwanken, nur darf sie nicht zu einer runden Oeffnung verengert sein. — Um *e* zu bilden, muss aus der vorigen Stellung das Zungenbein mit der Zunge ein wenig gehoben werden, so dass sich die letztere dem weichen Gaumen nähert. Der weiche Gaumen erhebt sich selbst gleichzeitig etwas. Die Stellung der übrigen Mundtheile bleibt wie bei Bildung des *a*. — Um aus der Stellung für *e* in die zur Bildung von *i* erforderliche überzugehen, sind nur wenige Aenderungen nöthig: das Zungenbein tritt noch ein wenig mehr nach oben und nach vorn, der Mundkanal wird noch etwas enger zwischen Zunge und hartem Gaumen, das *velum palatinum* wird noch etwas mehr gehoben. — Um *o* zu bilden, wird der Kehlkopf dem Zungenbein nicht so sehr genähert wie bei *a*, *e*, *i*. Die Zunge liegt beim *o* vorn flach und ist hinten gewölbt, die Lippen werden vorgeschoben und bilden aus der Mundöffnung ein mässig weites rundes Loch. Das Gaumensegel steht etwas höher als bei *e*. — Die zur Hervorbringung von *u* erforderliche Stellung gleicht in vielen Stücken der beim *o*; die Lippen lassen ebenfalls ein rundes Loch, das aber noch enger ist, die Zunge liegt hinten dem Gaumen noch etwas näher. Das Zungenbein liegt so hoch wie beim *a* und so weit vorn wie beim *i*. Der Raum zwischen Kehlkopf und Zungenbein ist beim *u* grösser als bei jedem andern Vocal. Das Gaumensegel steht höher als beim *o* und tiefer als beim *i*. Dieser Theil hebt sich also continuirlich, wenn man die Vocale in der Reihenfolge *a*, *e*, *o*, *u*, *i* ausspricht. Man überzeugt sich hiervon sehr einfach, wenn man einen hinten abwärts gebogenen Draht durch den unteren Nasengang auf das Gaumensegel legt. Bei der Hebung desselben muss dann der Draht seitwärts gedreht werden, was ein aus dem Nasenloch hervorschauendes, rechtwinkelig geknicktes Ende des Drahtes zeigerartig angiebt. Eine andere Reihenfolge der Vocale, nämlich *u*, *o*, *a*, *e*, *i*, bietet noch ein gewisses Interesse. In diese stellen sie sich, wenn man sie anordnet, nach der Länge des gesammten Ansatzstückes vor den Zungen vom Kehlkopf bis zur Mundöffnung. Es ist bei *u* am längsten, bei *i* am kürzesten, wie die vorstehende Beschreibung der

bei den einzelnen Vocalen nöthigen Stellungen der Sprachwerkzeuge sehen lässt. In dieselbe Reihenfolge ordnen sich die Vocale nach der Tonhöhe der sie beim gewöhnlichen Sprechen begleitenden Stimme. Man spricht in der That in der Regel *u* mit einem tieferen Tone der Stimme als *o* u. s. w. Es ist freilich möglich, durch wilkürliche Anstrengung jeden Vocal mit verschiedener Tonhöhe der Stimme auszusprechen, aber es gelingt nie, in den allerhöchsten Tönen des Sopranes ein *u*, oder in den allertiefsten Tönen des Basses ein reines *i* zu singen.

In der deutschen Sprache werden ausser den beschriebenen 5 reinen Vocalen noch 3 Uebergangsvocale gebildet, die zwischen je zwei von ihnen in Bezug auf den akustischen Eindruck in der Mitte liegen, wenn man sie in der Reihenfolge *a*, *e*, *o*, *u*, *i* anordnet. Man muss ebenso zu ihrer Hervorbringung auch immer den Mundtheilen eine Stellung geben, die gerade zwischen den Stellungen mitten inne liegt, welche den Vocalen zukommt, zwischen welchen der Uebergangsvocal liegt. Die Uebergangsvocale bezeichnet die deutsche Schrift mit *ä*, *ö*, *ü*, sie liegen *ä* zwischen *a* und *e*, *ö* zwischen *e* und *o*, *ü* zwischen *u* und *i*, wie die in S. 76 gewählte Reihenfolge anzeigt. Ausser diesen dreien lassen sich noch unzählige andere Uebergangsvocale bilden, von denen viele in anderen Sprachen und in einzelnen deutschen Dialekten wirklich in Gebrauch sind.

Der akustische Charakter der verschiedenen Vocale beruht auf der „Klangfarbe“ und auf verschiedenen Geräuschen, welche dem eigentlichen Klange beigemengt sind und die besonders deutlich beim Flüstern hervortreten — namentlich beim *i*. Die Klangfarbe hängt, wie in der Lehre vom Hören gezeigt werden wird, ab von der Form der Luftschwingungen oder von der Zusammensetzung der ganzen Schwingung aus pendelartigen Componenten. Ueber die besondere Zusammensetzung der Vocalklänge aus solchen Componenten sind in neuerer Zeit sehr viel Untersuchungen angestellt, jedoch ist volle Einigung noch nicht erzielt. Die Akustik der Vocale kann daher hier nicht ausführlich behandelt werden, da es ohne Eingehen in die schwebenden Streitfragen nicht möglich ist. Nur soviel ist sicher, dass die in der Stimmritze erzeugten Luftschwingungen durch die Resonanz in dem verschieden gestalteten Mundrachenraum verschieden modificirt werden können und dass hierdurch dem Klange der verschiedene Vocalcharakter aufgeprägt wird. Der Charakter eines bestimmten Vocales wird daher vermuthlich bedingt durch die bestimmte Gegend der ganzen Tonskala, in welcher die stärksten Componenten des Klanges liegen, nicht dadurch, dass die verschiedenen Componenten in einem bestimmten von ihrer Ordnungszahl abhängigen Verhältniss zueinander stehen.

Geht eine tönende Exspiration durch die Mundhöhle, während diese die Stellung für einen Vocal mit der für einen andern vertauscht, so entsteht ein Diphthong, deren es also im Allgemeinen so viele giebt, als sich Vocale zu zweien combiniren lassen. In der deutschen Sprache sind nur wenige von den vielen Möglichkeiten verwirklicht, nämlich die 3, welche den bisherigen Bezeichnungen gemäss durch *ai*, *au*, *oü* (bei manchen Individuen, deren Sprache nicht gerade fehlerhaft zu nennen ist, *öü*, bei noch anderen *oi*) zu bezeichnen wären. Bei den meisten gut aussprechenden Deutschen wenigstens geht der Mund aus der Stellung für *a* in die für *i* über, wenn sie den Laut sprechen, den die übliche Orthographie *ei* schreibt, und ebenso aus der Stellung für *o* (oder allesfalls für *ö*) in die für *ü* (oder für *i*), wenn der *eu* oder *äu* geschriebene Laut gesprochen wird; der Laut *au* stimmt in Schrift und Aussprache überein.

Die zweite Classe von Sprachlauten — die Grammatik nennt sie „Consonanten" — wurde oben dadurch charakterisirt, dass bei ihrer Hervorbringung irgendwo im Mundkanale eine auffallende Enge oder vollständiger Verschluss nöthig ist, wo dann ein selbständiges Geräusch erzeugt werden kann. Man übersieht hiernach sofort, dass überhaupt auf vier verschiedene Weisen Consonanten gebildet werden können:

1) Der Weg durch die Nase ist der Ausathmungsluft abgeschnitten und der Mundkanal ebenfalls irgendwo ganz gesperrt. Diese Stellung der Sprachwerkzeuge wird in der Schrift durch diejenigen Buchstaben angedeutet, welche die Grammatik „mutae" (*b*, *p* etc.) nennt. Am passendsten bezeichnet man sie als „Verschlusslaute". Jeder von ihnen kann eigentlich zwei verschiedene Geräusche bedeuten, je nachdem er hinter oder vor einem Vocale steht. Im ersten Falle (z. B. in der Silbe *ab*) bedeutet er das Geräusch, welches bei Bildung des Verschlusses durch Hemmung des (während des *a* fliessenden) Luftstromes entsteht. Im zweiten Falle (z. B. in der Silbe *ba*) bedeutet die Muta das „explosive" Geräusch, welches der mit Aufhebung des Verschlusses plötzlich hervortretende Luftstrom verursacht.

2) Der Nasenkanal ist wieder gegen den Rachenraum abgesperrt, der Mundkanal aber nirgends ganz verschlossen, sondern nur an irgend einer Stelle so verengt, dass der hindurchstreichende Luftstrom ein Reibungsgeräusch verursacht. Hierher gehören Consonanten, welche die Grammatik (sehr unphysiologisch) in ganz verschiedene Gruppen vertheilt, z. B. *f*, *s*, *j* etc.

3) Die Luft kann nicht durch die Nase entweichen und im Mundkanal ist in eine Enge ein Theil so gestellt, dass er durch den vorbeistreichenden Luftstrom in ein Erzittern versetzt wird — „Zitterlaute".

4) Der Weg durch den Mundkanal ist der Luft durch einen irgendwo zu Stande gebrachten Verschluss abgeschnitten, dagegen kann sie durch den Nasenkanal entweichen. Die so gebildeten Laute haben allerdings kein starkes eigenes Geräusch und nähern sich dadurch den Vocalen, aber der Verschluss in der Mundhöhle reiht sie doch wieder den Consonanten an. Sie heissen „Resonanten". Die Grammatik bezeichnet sie nicht unpassend als „Semivocale".

Jede der so charakterisirten Consonantengattungen kann wiederum in drei Gruppen abgetheilt werden, je nach den Theilen, welche in der Mittelebene des Mundkanales zur Bildung des Verschlusses oder der Enge einander genähert sind — d. h. je nach dem „Articulationsgebiet". Für die erste Gruppe ist es die Unterlippe, welche mit der Oberlippe oder der oberen Zahnreihe den Verschluss oder die Enge bildet; für die zweite Abtheilung bildet der vordere Theil der Zunge den Verschluss oder die Enge mit den Zähnen oder dem Alveolarfortsatze des Oberkiefers; für die dritte Abtheilung der hintere Theil der Zunge mit dem Gaumen.

Nimmt man noch hinzu, dass bei jeder der möglicher Weise Consonanten bildenden Stellungen der Geräusch erzeugende Luftstrom gleichzeitig im Kehlkopfe einen Ton hervorbringen kann oder nicht,*) je nachdem gleichzeitig die Stimmritze eingestellt ist oder nicht, so hat man einen vollständigen systematischen Ueberblick über alle möglichen Consonanten, geordnet nach den drei Articulationsgebieten in drei Doppelreihen. Die eine Reihe enthält allemal die tönenden, die andere Parallelreihe die tonlosen Laute, welche bei gleichen Mundstellungen entstehen können. Im Allgemeinen bezeichnet man die tönenden als „weiche", die tonlosen als „harte" Consonanten. Diese das Wesen der Sache keineswegs treffende Bezeichnung hat insofern doch etwas Richtiges, als bei weit offener (nicht tönender) Stimmritze der Luftstrom weniger gehemmt, also in der Regel stärker sein und eine heftigere Explosion oder ein stärkeres Reibungsgeräusch veranlassen wird als bei enger tönender Stimmritze.

Es mag noch eine kurze Uebersicht der in der deutschen Sprache — die keineswegs die dargestellten Möglichkeiten alle verwirklicht — gebrauchten Consonanten hier folgen.

1) Erstes Articulationsgebiet.

Verschlusslaute. *b*: Schluss (resp. Oeffnung) der Lippen, Stimmritze zum Tönen eingestellt. — *p*: Dasselbe bei weit offener, nicht tönender Stimmritze.

*) Ausser natürlich bei den Resonanten, denn hier muss, da das Geräusch fast ganz fehlt, wenn ein vernehmbarer Eindruck gemacht werden soll, die Stimme tönen.

Reibungsgeräusche. *w*: Enge zwischen Unterlippe und oberer Zahnreihe (bei vielen Individuen zwischen den beiden Lippen), tönende Exspiration. — *f*: Enge ebenda, Exspiration nicht tönend.

Resonant. *m*: Stellung der Lippen wie zum *b*, der Luftstrom der tönenden Exspiration entweicht durch die Nase.

2) Zweites Articulationsgebiet.

Verschlusslaute. *d*: Verschluss zwischen vorderem Theil der Zunge und dem hinteren Zahnfleische des Oberkiefers nebst vorderer Abdachung des Gaumens, zum Tönen eingestellte Stimmritze. — *t* unterscheidet sich von *d* nur dadurch, dass bei ihm die Stimmritze weit offen ist. Im Auslaute wird im Deutschen nie *d* gesprochen, sondern wo *d* geschrieben steht, spricht man gleichwohl *t*.

Reibungsgeräusche. Weiches *s*: Enge zwischen der Zungenspitze und irgend einer Stelle des Gaumens dicht hinter den Schneidezähnen, tönende Stimmritze. (In der guten deutschen Aussprache fehlt eigentlich dieser Laut.) — Scharfes *s* (*sz*): Enge ebenda, Stimmritze weit. — *l*: Zunge liegt wie beim *d* und *t*, nur zieht sie sich beiderseits etwas von den Backenzähnen zurück, so dass sich zwischen ihnen und dem Zungenrande jederseits ein enges Loch öffnet, in der Mitte (an den Schneidezähnen) bleibt der Verschluss vollständig. Durch die beiden seitlichen Löcher strömt die Luft einer tönenden Fxspiration. Ein entsprechender tonloser Laut ist der deutschen Sprache fremd.

Zitterlaute. *r*: der vordere Theil des Zungenrandes ist etwas nach aufwärts gebogen, bildet mit dem hinteren Zahnfleische der oberen Schneidezähne eine Enge und wird durch eine tönende Exspiration in Zittern versetzt. Vielleicht weitaus die Mehrzahl der Deutschen (wenigstens in den städtischen Bevölkerungen) bildet jedoch nicht dies allerdings allein für richtig geltende *r*, sondern ein anderes aus dem dritten Articulationsgebiet.

Resonant. *n*: Verschluss des Mundkanals wie bei *d*, tönende Exspiration durch die Nase.

3) Drittes Articulationsgebiet.

Verschlusslaute. *g*: Verschluss zwischen hinterem Theil der Zunge und Gaumen, tönende Stimmritze. — *k*: Verschluss ebenda, weite Stimmritze.

Reibungsgeräusche. *j*: Enge rinnenförmig zwischen Gaumen und mittlerem Theile der Zunge, tönende Exspiration. — *ch* (wie es hinter *e* und *i* gesprochen wird): Enge ebenda, tonlose Exspiration. — *ch* (wie es hinter *a*, *o*, *ei* gesprochen wird): tonlose Exspiration, Enge etwas weiter hinten als beim vorigen.

Zitterlaut. *r* (gutturale oder uvulare): Enge wie beim zweiten *ch*, das in der Rinne der Zungenwurzel herabhängende Zäpfchen wird durch eine tönende Exspiration in Erzittern versetzt. Dieser Laut ist es, welcher von vielen Deutschen an Stelle des eigentlichen (lingualen) *r* gebildet wird.

Resonanten. *ng* (wie es in Klingel etc., in Süddeutschland auch am Ende des Wortes, z. B. in Ring, ausgesprochen wird): Stellung des Mundes wie zum *g*, bei tönender Exspiration aus der Nase. Nach *a*, *o*, *u* wird fast derselbe Laut gebildet, nur rückt die Verschlussstelle etwas weiter nach hinten.

In dem vorstehenden Ueberblick haben wir einen elementaren consonantischen Laut der deutschen Sprache nicht unterbringen können: das *sch.* Dieser Laut entsteht, wenn eine tonlose Exspiration durch den Mundkanal geht, der zwei Engen hat, und zwar die zum *s* und die zum *ch* gehörige. Ist bei dieser Stellung des Mundes die Exspiration tönend, so entsteht der Laut, den die französische Schrift mit *j* bezeichnet, der aber in der deutschen Sprache nicht gebraucht wird.

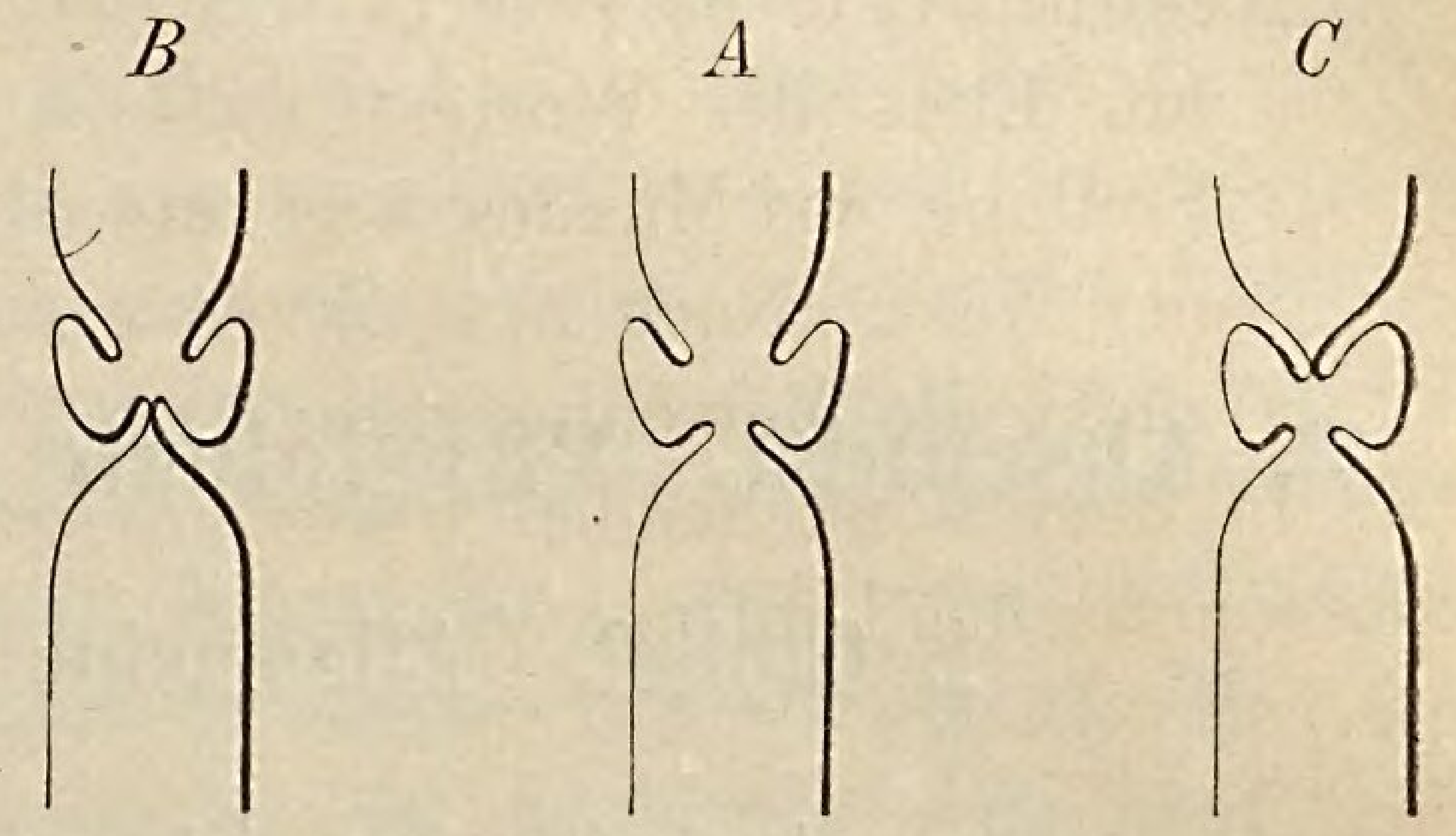
Der in den vorhergehenden Erörterungen über Consonanten angewandten wesentlichen Unterscheidung zwischen Mediae und Tenues — weichen und harten oder scharfen Lauten — einzig durch die statthabende oder nicht statthabende Begleitung der eigenen Geräusche mit dem Ton der Stimme, scheint die Erfahrung entgegenzustehen, dass man auch im Flüstern diese beiden Reihen von Lauten unterscheiden kann. Doch zeigt sich bei genauerer Untersuchung sehr bald, dass auch beim Flüstern die Unterscheidung zwischen weichem und entsprechendem harten Consonanten wesentlich darauf beruht, dass beim weichen die Stimmritze eng ist und er daher zwar nicht vom Ton der Stimme — weil andere Bedingungen zur Entstehung eines Tones fehlen — doch aber von einem heiseren Kehlkopfgeräusche begleitet ist.

Mehrere einfache Zeichen der deutschen Schrift bezeichnen bekanntlich zwei aufeinanderfolgende Consonanten: *z*, sowie *c* vor *e*, *ö*, *i*, *ä* bezeichnet *ts*; *x* bezeichnet *ks*.

Im Kehlkopfe kann auch noch ein vollständiger Abschluss stattfinden sowohl gegen die Einathmung als gegen die Ausathmung (letzterer z. B. beim Drängen zur Kothentleerung) der um so fester wird je grösser der Druckunterschied zwischen Lungenluft und äusserer Luft im einen oder andern Sinne ist. Die Möglichkeit dieses ventilartigen Abschlusses beruht — was wenig beachtet zu sein scheint, auf der beiderseitigen Ausbuchtung des Kehlkopfhohlraumes, die unter dem Namen der Morgagnischen Taschen bekannt ist. Fig. 7 *A*, *B* und *C* zeigt einen Frontalschnitt durch die Begrenzung des

Kehlkopfhohlraumes in 3 verschiedenen Stellungen. Bei *A* stehen sowohl die oberen (falschen) als die unteren wahren Stimmbänder weit auseinander, und es kann sowohl der Ausathmungs- als der Einathmungsstrom frei durchgehen. Liegen die unteren Stimmbänder eng aneinander so kann sich zwar der Ausathmungsstrom dazwischen durchdrängen, wie es bei der Stimmbildung geschieht. Sowie aber eine Inspirationsanstrengung den Druck im Lungenraume erniedrigt, bläht der Ueberdruck von aussen die Morgagnischen Taschen nach unten auf und drückt die unteren Stimmbänder gegeneinander um so fester je höher der Ueberdruck aussen ist. Siehe *B* Fig. 7. Werden die oberen Stimmbänder einander genähert, so kann vermöge der Gestaltung derselben der Einathmungsstrom immer noch durch, was mit einem eigenthümlichen Geräusche geschieht. Erhöht aber jetzt eine Exspirationsanstrengung den Druck in den Lungen, so blähen sich die Morgagnischen Taschen nach oben und pressen die oberen Stimmbänder ventilartig aneinander, so dass keine Luft austreten kann. Siehe *C* Fig. 7.

Fig. 7.



3. Abschnitt. Physiologie des Nervengewebes.

1. Capitel. Allgemeine Betrachtungen.

Im ersten Abschnitte hat sich gezeigt, dass die Muskelfaser zu den ihr eigenthümlichen Leistungen regelmässig veranlasst wird durch eine Einwirkung, welche sie von Seiten einer mit ihr verknüpften Nervenfaser erfährt, und es sind nunmehr die physiologischen Eigenschaften dieser Gewebselemente zu untersuchen. Jede vollständig entwickelte motorische Nervenfaser erweist sich unter dem Mikroskope als ein nicht ganz einfaches Gebilde. Sein wesentlicher Theil, der allein mit dem Muskelfaserninhalt in Berührung tritt, ist ein feiner Protoplasmafaden, der sogenannte Axencylinder. Auf dem grössten Theile seines Verlaufes ist er eingehüllt von der sogenannten Markscheide, welche aus einem eigenthümlichen Stoffe oder Stoffgemenge besteht, aus dem sich Fette und ein bemerkenswerther phosphorhaltiger, unter dem Namen des „Lecithins“ bekannter Körper abspalten lässt, der auch in einigen anderen Gewebselementen, z. B. den rothen Blutkörperchen vorkommt. Die Markscheide ist umgeben von dem „Neurilemm“, einer dem Sarkolemm der Muskelfaser durchaus gleichenden, offenbar blos schützenden Hülle, welche sich an den wesentlichen Lebensvorgängen in der Nervenfaser nicht betheiligt.

Von den motorischen Nervenfasern histiologisch nicht zu unterscheidende Gebilde sind die sogenannten sensibeln Nervenfasern, welche dazu bestimmt sind, umgekehrt den Erregungsprocess nach den Centralorganen hin centripetal fortzupflanzen, wenn er in besonderen, am peripherischen Ende dieser Fasern angebrachten Anhangsgebilden durch äussere Einwirkungen entstanden ist.

Bei der grossen Aehnlichkeit, um nicht zu sagen Identität der motorischen und sensibeln Nervenfasern liegt es nahe, die Physiologie dieser beiden Arten von Gewebselementen als Physiologie der peripherischen Nervenfasern überhaupt zusammenzufassen, und in der That ist es sehr wahrscheinlich, dass sie in allen wesentlichen Eigenschaften über-

einstimmen. Gleichwohl soll zunächst von den Erscheinungen an der motorischen Nervenfaser im Besonderen gehandelt werden, schon aus dem einfachen Grunde, weil wir von ihnen viel genauere Kenntniss besitzen.

Die fundamentale Thatsache dieses ganzen Gebietes ist folgende. Wenn man sich von einem eben getödteten Thiere ein Präparat verschafft, bestehend aus einem Muskel und dem damit noch im natürlichen Zusammenhange befindlichen motorischen Nerven in möglichst langer Erstreckung, so jedoch, dass der letztere von seinem Centralorgan abgetrennt ist, und wenn man auf irgend einen noch so weit vom Muskel entfernt gelegenen Punkt des Nerven gewisse äussere Einwirkungen, z. B. einen quetschenden Stoss oder einen elektrischen Schlag einwirken lässt, so führt der Muskel eine Zuckung aus.

Aus dieser einfachen Thatsache lässt sich sofort folgern, dass die Nervenfaser zwei wesentliche Grundeigenschaften mit der Muskelfaser gemein hat: erstens die „Reizbarkeit“ oder Erregbarkeit, d. h., dass an jeder Stelle der Faser durch eine äussere Einwirkung ein eigenthümlicher Process in ihr eingeleitet werden kann, den wir wieder den „Erregungsprocess“ nennen wollen, und dass zweitens dieser Process sich von der Stelle aus, wo er entstanden ist, längs der Faser bis an's peripherische Ende, wo sie mit dem Muskel verknüpft ist, fortpflanzt; diese zweite Eigenschaft wäre als „Leitungsfähigkeit“ zu bezeichnen. Ohne die Annahme dieser beiden Eigenschaften der Nervenfaser wäre offenbar der sichtbare Effect im Muskel von einer Einwirkung, die den Nerven weit von jenem entfernt trifft, nicht erklärbar.

So gering unsere Kenntniss von der Natur des Erregungsprocesses auch ist, so wird man doch nicht zweifeln können, dass es ein chemischer Process ist wie in der Muskelfaser, denn zur Fortpflanzung einer irgendwie mechanisch zu nennenden Erschütterung ist offenbar die Nervenfaser nach ihrer ganzen Beschaffenheit durchaus ungeeignet. In der Annahme, dass die Erregung der Nervenfaser ein chemischer Process ist, wird uns auch der Umstand nicht irre machen können, dass es noch nicht gelungen ist, in der Nervenfaser wie in der Muskelfaser nach wiederholter Erregung Spuren von chemischer Zersetzung mit Sicherheit nachzuweisen. In der Muskelfaser muss der chemische Process bei der Erregung, um die mechanischen Effecte zu ermöglichen, schon verhältnissmässig grosse Dimensionen annehmen. Bei der Nervenfaser ist dies nicht nöthig. Ihre Erregung hat ja nur den Zweck, auf den Process im Muskel auslösend zu wirken, wozu eine minime Arbeit genügen kann. Das Verhältniss dieser beiden chemischen Processe kann man sehr passend vergleichen mit den Processen

im Zünder und in der Patrone eines Geschützes. Dieser erfordert eine grosse Menge Material, jener nur eine verschwindend kleine. Es kann daher gar nicht auffallen, dass es trotz eifriges Bemühens noch nicht gelungen ist, chemische Zersetzungen in der Nervenfaser nachzuweisen, und es wird begreiflich, dass die grössten Nervenstämme nur sehr spärlich mit ernährenden Blutgefässen versehen sind.

Sehr wesentlich unterscheidet sich die Nerven- von der Muskelfaser dadurch, dass man jener den Erregungsprocess äusserlich nicht ansieht. Man kann auf den in ihr stattfindenden Erregungsprocess (von gewissen später zu behandelnden elektrischen Zeichen abgesehen) nur dann schliessen, wenn sie mit dem Muskel noch in natürlichem Zusammenhange steht. Zieht sich nämlich dieser nach einer Einwirkung auf den Nerven zusammen, so muss der letztere erregt sein. Selbstverständlich aber kann dieser Satz nicht umgekehrt werden; denn wenn der Muskel sich auch nicht zusammenzieht, so könnte der Nerv doch erregt sein und nur der Erregungsprocess nicht mit hinlänglicher Intensität zum Muskel fortgepflanzt sein, um eine Verkürzung auszulösen. Hierin liegt offenbar eine bedeutende Schranke für die Erforschung der Vorgänge in der Nervenfaser.

2. Capitel. Die Reize der Nervenfaser.

Es giebt für die Nervenfaser wie für die Muskelfaser verschiedenartige Reize, d. h. äussere Einwirkungen, welche an der Stelle, wo sie stattfinden, den Erregungsprocess hervorrufen. Vor Allem ist jeder einigermassen erhebliche Druck ein Reiz für den Nerven. So kann man schon durch mässiges Klopfen auf einen motorischen Nerven den Muskel zu wiederholten Zuckungen veranlassen. Der Stoss braucht nicht so stark zu sein, dass er die betroffene Nervenstelle vollständig zerstört. Der Nerv ist demnach auf mechanischem Wege viel reizbarer als der Muskel.

Chemische Anätzung des motorischen Nerven mit Säuren, Alkalien und anderen Reagentien bringt bisweilen, aber nicht immer, eine Zusammenziehung des Muskels hervor, oft wird die angeätzte Stelle des Nerven getödtet, ohne dass der Muskel sich im Mindesten regte. Wo bei Anätzung des Nerven mit starken Säuren und dergleichen eine Zuckung des Muskels eintritt, könnte man wohl an eine Störung des mechanischen Bestandes durch ungleichartige Schrumpfung oder Quellung denken, so dass man eher eine mechanische als eine eigentlich chemische Reizung vor Augen hätte. Sehr wahrscheinlich sind die Reizungen durch stark Wasser entziehende

Reagentien, wie Kochsalz und Glycerin, wirklich so zu deuten, denn die blosse Austrocknung einer Nervenstrecke an der Luft genügt auch, um Muskelzuckungen auszulösen, die sich wieder beruhigen, wenn der Nerv wieder benetzt wird. Ammoniak, das ein so mächtiger Muskelreiz ist, bringt auf den Muskelnerven applicirt keine Zuckung hervor. Die chemische Reizbarkeit ist nach allem diesem eine noch sehr wenig gekannte Eigenschaft der motorischen Nervenfaser, besonders da das Ausbleiben der Zuckung bei einem chemischen Eingriff noch nicht das Fehlen aller Erregung der Nervenfaser beweist.

Was thermische Einwirkungen auf die Nervenfasern betrifft, so scheint Steigerung oder Minderung der Temperatur, wenn sie auch noch so plötzlich geschieht, ganz ohne reizende Wirkung zu sein, wofern sie sich nur innerhalb der Grenzen hält, innerhalb deren der Nerv leben kann. Bringt man aber eine Nervenstelle auf eine tödtliche Temperatur (für die Froschnerven etwas über 40°), so zeigt öfters eine Zuckung des Muskels an, dass beim Absterben noch eine Erregungswelle entstanden ist. Vollkommen sicher ist übrigens auch dieser Erfolg nicht. Es ist daher wahrscheinlich, dass eine Muskelzuckung bewirkende Reizung der Nervenfaser durch eigentlich thermische Einwirkungen gar nicht zu Stande gebracht werden kann.

Die interessantesten Aufschlüsse über die Eigenschaften der Nervenfaser bietet die elektrische Reizung. Leitet man durch eine Strecke des mit seinem Muskel noch in natürlicher Verbindung stehenden motorischen Nerven der Länge nach einen elektrischen Strom, so zeigen sich mit grosser Regelmässigkeit folgende Erscheinungen: Ist der Strom sehr schwach (numerische Werthe lassen sich nicht angeben, da sie für jeden individuellen Nerven verschieden sein müssten), so tritt blos beim Beginne des Stromes eine Zuckung des Muskels ein, mag der positive Strom im Nerven auf- oder absteigend, d. h. vom Muskel zum Centrum oder umgekehrt gerichtet sein. Da der Beginn des Stromes im Nerven gewöhnlich hervorgebracht wird durch Schliessen des Leiterkreises, so nennt man diese Zuckung „Schliessungszuckung“ und drückt die soeben ausgesprochene Regel auch so aus: schwacher Strom giebt sowohl bei aufsteigender als absteigender Richtung nur Schliessungszuckung. Während der Dauer des Stromes und beim Aufhören desselben — bei der „Oeffnung“ des Stromkreises — ist der Muskel in Ruhe.

Wird jetzt der Strom verstärkt, so kommt bei gewissen Werthen der Stromstärke, die wir mittlere nennen wollen, sowohl bei der Schliessung als bei der Oeffnung Zuckung des Muskels zu Stande, und zwar für beide mögliche Richtungen des Stromes. Während der Dauer des Stromes ist in der Regel der Muskel in Ruhe.

Für noch grössere Werthe der Stromstärke, oder kurz gesagt für starke Ströme, gilt folgende Regel: Ist die Stromrichtung absteigend, so zuckt der Muskel bei Schliessung und bleibt ruhig bei der Oeffnung; ist die Stromrichtung aufsteigend, so bleibt bei der Schliessung der Muskel ruhig und zuckt nur bei der Oeffnung.

Schon aus diesen Regeln, deren Inbegriff das „Zuckungsgesetz" genannt wird, geht hervor, dass im Allgemeinen nur die Veränderung der Stärke eines den Nerven durchfliessenden elektrischen Stromes einen energischen Reizanstoss für denselben bildet, denn nur bei Schliessung und Oeffnung, d. h. wenn die Stromstärke von Null plötzlich auf einen gewissen Werth ansteigt oder von diesem Werthe auf Null herabsinkt, sahen wir Zuckungen auftreten, nicht aber während der Strom in constanter Stärke den Nerven durchfliesst. Durch besondere Versuche kann sogar noch bewiesen werden, dass Schwankungen der Stromdichtigkeit im Nerven im Allgemeinen um so mächtiger reizend wirken, je rascher sie stattfinden, denn sehr langsames Ansteigen der Stromstärke reizt nicht und es gelingt zuweilen, eine Nervenstrecke, wie man es wohl ausgedrückt hat, in einen (absteigend gerichteten) Strom „einzuschleichen" ohne dass eine Zuckung des zugehörigen Muskels erfolgt, d. h. man lässt die Stromstärke etwa durch allmähliche Widerstandsvermehrung in einer Nebenschliessung im Nerven sehr allmählich von Null an wachsen. Ein ganz besonderes stark reizendes Moment ist daher für die Nerven- wie für die Muskelfaser ein Inductionsschlag, bei dem ja besonders rasch die Stromstärke wächst und wieder abnimmt. Auch wirkt der Oeffnungsschlag eines Inductionsapparates bei derselben Stärke des primären Stromes regelmässig noch stärker reizend als der Schliessungsschlag, und man schreibt dies gewöhnlich der grösseren Rapidität des Oeffnungsschlages zu; freilich kann als Grund auch der Umstand angesehen werden, dass im Oeffnungsschlage unter sonst gleichen Umständen das erreichte Maximum der Stromstärke grösser ist.

Wenn auch ohne Zweifel vor Allem die Aenderung der Stromstärke im Nerven, sei es Mehrung, sei es Minderung derselben, der Hauptfactor in der reizenden Wirkung ist, so scheint unter Umständen doch auch das constante Fliessen eines Stromes andauernd reizend wirken zu können. Man beobachtet nämlich bisweilen unter nicht genau angebbaren sonstigen Bedingungen, dass während der ganzen Zeit, während welcher der elektrische Strom eine Nervenstrecke durchfliesst, der zugehörige Muskel in Zusammenziehung, und zwar, wie es scheint, in tetanischer verharrt. Dieser Fall ereignet sich namentlich oft bei den oben als „mittleren" bezeichneten Stromstärken. Leider kann dieser „Schliessungstetanus", in welchem vielleicht die

eigentlich fundamentale Erscheinung der Nervenreizung zu Tage liegt, nicht mit Sicherheit an jedem Nervmuskelpräparate hervorgerufen werden. Will man mit Sicherheit vom Nerven aus auf elektrischem Wege den Muskel in dauernde Contraction versetzen, so muss man in periodischer Folge durch Pausen unterbrochene Stromstösse, etwa Inductionsschläge, auf den Nerven wirken lassen, und zwar müssen hier wie beim direct gereizten Muskel etwa 16—20 Anstösse in der Secunde erfolgen, um einen gleichmässigen Tetanus zu erzielen. Auf den Zustand, in welchen durch solche periodisch wiederholte Reizanstösse der Nerv geräth, hat man den Namen des Tetanus übertragen, der seiner etymologischen Bedeutung nach nur auf den Muskel passt.

Die bisherigen Sätze gelten, wie zum voraus schon bemerkt wurde, für Fälle, wo eine Strecke des Nerven der Länge nach vom elektrischen Strome durchflossen wurde. Lässt man die Fäden eines elektrischen Stromes schräg durch die Nerven laufen, so ist die Reizung um so weniger wirksam, je mehr sich der Winkel, unter welchem die Stromfäden die Richtung der Nervenfasern schneiden, einem rechten nähert. Bei völlig rechtwinkliger Durchströmung würde die reizende Wirkung ganz ausbleiben. Dieser Fall ist nun freilich in mathematischer Strenge nicht realisirbar, da die Nervenfasern selbst nicht genau gerade Linien bilden, aber es lässt sich wenigstens zeigen, dass bei möglichst senkrechter Durchströmung eine oft hundertmal grössere Stromstärke zur Reizung erfordert wird, als zu maximaler Reizung bei Durchströmung in der Richtung der Nervenfaser.

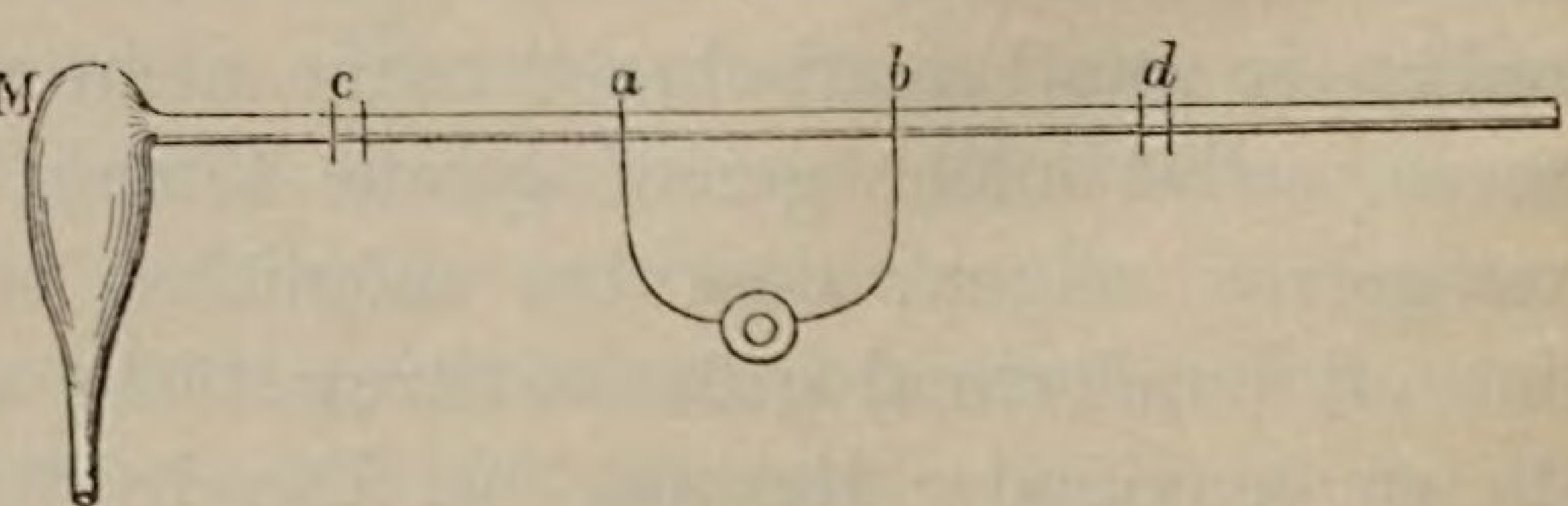
3. Capitel. Der Elektrotonus der Nervenfaser.

Die elektrische Durchströmung einer Nervenstrecke hat nicht blos die Wirkung der Erregung bei Beginn und Aufhören, sondern sie versetzt während ihrer ganzen Dauer den Nerven in einen veränderten Zustand, den sogenannten „Elektrotonus“, und zwar nicht blos die durchflossene — „intrapolare“ — Strecke, sondern auch die angrenzenden „extrapolaren“ Theile des Nerven. Der Elektrotonus macht sich theils durch gewisse später zu beschreibende elektromotorische Erscheinungen bemerklich, theils durch Veränderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit. In der Gegend der Eintrittsstelle des Stromes, der sogenannten Anode, und zwar zu beiden Seiten derselben, ist die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit vermindert, in der Nähe der Austrittsstelle — Kathode —

ist beiderseits die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit erhöht. Den Zustand um die Anode herum nennt man „Anelektrotonus“, den um die Kathode herum „Katelektrotonus“. Hört der elektrische Strom in der Nervenstrecke auf, so macht die Erhöhung der Erregbarkeit in dem katelektrotonisirt gewesenen Theile des Nerven, für eine ganz kurze Zeit einer Verminderung der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit Platz, welche dann aber wieder in Erhöhung derselben für einige Zeit übergeht. Auf der anelektrotonisirt gewesenen Nervenstrecke entsteht sogleich nach Aufhören des Stromes eine ebenso lang andauernde Erhöhung der Reizbarkeit. Die Erregbarkeit eines Nerven, von dem eine Strecke durchflossen war, ist also kurz nachher für einige Zeit in seiner ganzen Ausdehnung etwas erhöht.

Um die ausgesprochenen Sätze zu beweisen, muss man vor allen Dingen einen Maassstab der Reizbarkeit haben. Diesen findet man leicht in der kleinsten Stärke eines Inductionsschlages, der eben noch eine Zuckung auslöst; offenbar ist nämlich, alles Uebrige gleich gesetzt, die Reizbarkeit der Nervenstrecke um so grösser, je kleiner diese Schlagstärke ist. Besetzt man nun den Nerven eines Nervmuskelpräparates (Fig. 8) mit drei Paar Elektroden, so lassen sich leicht folgende Versuche anstellen, aus denen die vorhin ausgesprochenen Regeln, so weit sie sich auf die extrapolaren Strecken beziehen, gefolgert sind. Das mittlere Elektrodenpar *a b* kann mit den Enden einer constanten galvanischen Kette verbunden werden, und zwar bald so, dass der Strom von *a* nach *b* aufsteigend, bald so, dass er von *b* nach *a* absteigend die intrapolare Strecke *a b* durchfliesst. Auch muss dafür gesorgt sein, dass der Stärke des Stromes ein beliebiger Werth ertheilt werden kann. Die Elektrodenpaare bei *c* und bei *d* können mit den Enden einer Inductionsrolle verbunden werden. Sind zunächst die bei *c* damit verbunden und hat man durch einige vorläufige Proben mit verschiedenen Rollenstellungen diejenige Schlagstärke ausfindig gemacht, welche bei unverändertem Nerven eine eben merkliche, noch nicht maximale Zuckung liefert, so giebt dieselbe eine stärkere Zuckung zur Zeit, wo ein constanter Strom von *b* nach *a* fliesst, und eine schwächere, respective gar keine zur Zeit, wo ein solcher von *a* nach *b* fliesst, und es ist im ersten Falle eine geringere, im letzteren Falle eine grössere Schlagstärke erforderlich, um eine eben merkliche Zuckung auszulösen. Es zeigt sich, mit anderen

Fig. 8.



Worten, die Reizbarkeit bei *c* erhöht, wenn der Strom von *b* nach *a* fliesst, also der Punkt *a*, welchem *c* nahe liegt, Kathode (*c* im Katelektrotonus) ist, und die Reizbarkeit zeigt sich bei *c* erniedrigt, wenn der Punkt *a* Anode (*c* im Anelektrotonus) ist. Man verbindet nun zweitens das Elektrodenpaar bei *d* mit der Inductionsrolle und sucht wieder eine Schlagstärke, bei welcher eine eben merkliche Zuckung ausgelöst wird. Dann giebt dieselbe Schlagstärke eine kleinere oder gar keine Zuckung, so lange ein Strom von *b* nach *a* fliesst, d. h. also so lange der *d* benachbarte Punkt *b* Anode (*d* im Anelektrotonus) ist, und die Zuckung erscheint verstärkt, so lange ein Strom von *a* nach *b* fliesst, d. h. so lange der *d* benachbarte Punkt *b* der durchflossenen Strecke Kathode (*d* im Katelektrotonus) ist.

Die letzte Erscheinung verkehrt sich in ihr Gegentheil, wenn die Stärke des von *a* nach *b* fliessenden Stromes einen gewissen Werth überschreitet. In diesem Falle nämlich bleibt während der Dauer des Stromes die Zuckung auf einen Schlag bei *d* aus, welcher bei nicht durchströmtem Nerv eine energische Zuckung gegeben hätte. Nach Analogie des Erfolges bei schwachen constanten Strömen muss man annehmen, dass auch bei starkem aufsteigenden Strome an der gereizten Stelle *d* selbst die Erregung verstärkt ist, und es ist aus dem Ausbleiben der Zuckung nur zu folgern, dass die Erregung bei ihrer Fortpflanzung von *d* abwärts nach dem Muskel auf Hemmnisse stösst, die ohne Zweifel in den anelektrotonischen Abschnitten um den Punkt *a* herum ihren Sitz haben, wie in den obigen allgemeinen Sätzen ausgesprochen ist.

Die beschriebenen Erscheinungen haben besonders darum ein grosses Interesse, weil sie die so räthselhaften, oben (S. 88) aufgestellten Theile des Zuckungsgesetzes erklären. Man braucht nur noch die durch andere Erscheinungen streng bewiesenen Sätze zu Hilfe zu nehmen, dass der Reiz bei Schliessung eines den Nerven durchfliessenden constanten Stromes blos an der Kathode und bei Oeffnung blos an der Anode entsteht. Wird also ein im Nerven aufsteigend gerichteter Strom geschlossen, so liegt der Sitz des Reizes, die Kathode, hoch oben und die Erregungswelle muss, um zum Muskel zu gelangen, die ganze im Anelektrotonus begriffene Strecke passiren. Wenn sie nun auch an ihrem Ursprunge um so stärker ist, je stärker der Strom ist, so kann sie doch bei mittelstarken Strömen zum Muskel herabgelangen, bei starken nicht, weil eben bei starken Strömen die anelektrotonische Leitungshemmung im Uebergewichte ist. Es ist also begreiflich, dass die Schliessungszuckung bei starken aufsteigenden Strömen ausbleibt, während sie bei mittelstarken und schwachen stattfindet. Der Oeffnungsreiz bei aufsteigendem Strome entsteht am

unteren Ende der durchflossenen Strecke, als an der Anode, und findet kein Leitungshemmniss, da ja mit Aufhören des Stromes der hemmende Anelektrotonus einer die Leitung begünstigenden Modification Platz macht, der Strom mag noch so stark gewesen sein.

Umgekehrt ist die Sache bei absteigendem Strome. Bei Schliessung, wo nunmehr der Sitz des Reizes, die Kathode, unten am Nerven liegt, findet die Erregungswelle kein Hemmniss, und die Schliessungszuckung kann also unter allen Umständen entstehen. Bei Oeffnung, die an der Anode reizend wirkt, entsteht hier der Reiz oben am Nerven und die Erregungswelle muss die katelektrotonisirt gewesene Partie der Nerven durchlaufen, wo auf den Katelektrotonus zunächst eine die Reizbarkeit und Leitung herabsetzende Modification eintritt. Da dieses Hemmniss mit der Stromstärke wächst, so ist es begreiflich, dass gerade bei Oeffnung starker absteigender Ströme die Zuckung ausbleibt, die bei mittelstarken eintritt.

Es versteht sich von selbst und ist auch bei den vorstehenden Erörterungen schon stillschweigend vorausgesetzt, dass die Nervenerregung wie die Muskelerregung verschiedener Grade fähig ist, und dass der Grad der Erregung im Allgemeinen wohl mit der Stärke des Reizes wachsen wird. Bis zu einem gewissen Punkte lässt sich die Höhe der Zuckung als Maass für die Erregungsstärke der motorischen Nerven benutzen. In der That, wenn man auf ihn eine Reihe von Inductionsschlägen wirken lässt, mit Schlägen von minimster Stärke anfangend und zu solchen von immer grösserer fortscheitend, so erhält man zuerst gar keine Zuckung im zugehörigen Muskel, dann von einer gewissen Reizstärke an merkliche Zuckung, die mit wachsender Reizstärke immer grösser wird; aber schon sehr bald wird die Zuckung maximal, und nun mag man die Stärke des Reizes noch so viel vermehren, es kommt keine grössere Zuckung mehr zu Stande. Diese bald erreichte Grenze des sichtbaren Effectes ist aber offenbar in den Eigenschaften der Muskelsubstanz begründet, welche grössere Zuckungen nicht mehr ausführen kann. Die Erregung im Nerven selbst wächst höchst wahrscheinlich mit wachsender Reizstärke noch sehr viel weiter, wenigstens ist dies bei den Empfindungsnerven ganz sicher der Fall, denn man fühlt bei Reizung derselben durch elektrische Schläge noch immer eine Steigerung des Schmerzes, wenn man schon hoch im Bereiche von Reizstärken ist, welche unzweifelhaft maximale Zuckungen von einem motorischen Nerven ausgeliefert hätten.

4. Capitel. Leitung der Erregung in der Nervenfaser.

In den bisher besprochenen Erscheinungen spielte zwar auch schon die Leitung der Erregung im Nerven eine Rolle, sie ist aber auch noch für sich eingehender zu betrachten. Der erste Hauptsatz über die Erregungsleitung ist, dass dieselbe durchaus nur in der Continuität des Nervenprotoplasma stattfinden kann, dass also die Leitung nach Durchschneidung nicht mehr möglich ist, wenn man die Schnittflächen auch noch so genau aneinander fügt. Es kann nach diesem Grundsatze auch niemals die Erregung von einer Nervenfaser auf eine benachbarte überspringen, oder wie man zu sagen pflegt, die Leitung ist in jeder Nervenfaser „isolirt". Es drängt sich nun die Frage auf, ob die Erregung in der Nervenfaser von einer beliebigen gereizten Stelle aus nur nach einer Seite oder nach beiden Seiten fortgepflanzt wird. Bei den bis jetzt beschriebenen Versuchen, wo der Nerv eines vom Organismus getrennten Präparates gereizt wurde, konnte sich selbstverständlich nur eine „centrifugale" Fortpflanzung der Erregung nach dem Muskel hin zeigen. Ob von der gereizten Stelle aus auch eine Erregungswelle „centripetal" fortschreitet, bleibt vollständig im Dunkeln, denn eine solche würde an dem abgeschnittenen centralen Ende ankommen, ohne irgend einen sichtbaren Erfolg hervorzubringen. Man könnte nun meinen, die Frage müsste sich entscheiden lassen an einem rein motorischen Nerven, der noch mit dem lebenden Körper im Zusammenhang ist. Hier müsste die Reizung an irgend einer Stelle, wenn sich die Erregung beiderseits fortpflanzt, einerseits Zuckung des Muskels, andererseits Erregung im Centralorgan, also Empfindung zur Folge haben. Da dies nun factisch nicht der Fall ist, da Reizung eines rein motorischen Nerven niemals eine Empfindung, sondern nur Muskelzuckung zur Folge hat, so scheint der Schluss gerechtfertigt, dass in der motorischen Nervenfaser die Erregung überhaupt nur centrifugal geleitet werden kann. Dieser Schluss ist aber doch nicht zwingend, denn es könnte sehr wohl sein, dass die Erregungswelle in der motorischen Faser zwar centripetal fortgeleitet wird, dass sie aber vermöge eigenthümlicher Einrichtungen an der Einpflanzungsstelle im Centralorgane hier nicht einzudringen vermag.

Um die Frage für die motorische und sensible Nervenfaser zugleich mit voller Sicherheit zu entscheiden, hat man versucht, einen rein motorischen Nerven mit einem rein sensiblen zusammenzuheilen. Da zerschnittene Nerven sehr leicht zusammenzuheilen pflegen, ist

dieser Versuch nicht ohne Aussicht auf Erfolg. Als geeignetes Object bietet sich der *nervus lingualis* und *nervus hypoglossus* dar, die nahe aneinander verlaufen. Man hat daher öfters bei Hunden diese beiden Nerven durchschnitten und den peripherischen Stumpf des motorischen — *hypoglossus* — mit dem centralen des sensiblen — *lingualis* — vereinigt. Die beiden Stümpfe wuchsen in der That zusammen und mehrere Forscher wollen ganz entschieden beobachtet haben, dass nun eine Reizung jeder Hälfte sowohl Zuckungen der Zunge als Schmerzensäusserungen zur Folge gehabt habe. Dies würde bei Reizung im Bereiche des Hypoglossustheiles die Möglichkeit auch centripetaler Leitung in seinen motorischen Fasern und bei Reizung im Lingualistheile des combinirten Nerven die Möglichkeit centrifugaler Leitung in sensiblen Fasern beweisen. In neuester Zeit sind aber die Forscher, welche diese positiven Erfolge erzielt haben, selbst wieder an der Beweiskraft derselben irre geworden, und es hat also dieser sinnreich ausgedachte Versuchsplan bis auf den heutigen Tag die in Rede stehende fundamentale Frage der Nervenphysiologie noch nicht entschieden.

Für die letzten Endverzweigungen der motorischen Nervenfaser lässt sich durch einen andern Versuch am *musculus gracilis* des Frosches die centripetale Leitungsfähigkeit direct erweisen. Dieser Muskel ist durch eine sehnige Inskription in zwei Bäuche getheilt und jeder Bauch erhält einen Zweig aus dem für den Muskel bestimmten Stämmchen. Wie die mikroskopische Untersuchung gezeigt hat, theilen sich nun an der Verzweigungsstelle viele Primitivfasern des Nerven-Stämmchen so, dass der eine Theil der Faser in den einen, der andere Theil in den andern Zweig übergeht. Es besteht also stetiger Zusammenhang des Protoplasma für viele Elemente der beiden Zweige. Schneidet man die beiden Bäuche des Muskels ganz auseinander, ohne jedoch die Nervenzweige von einander zu trennen, und reizt den einen dieser Zweige, so zucken beide getrennten Bäuche des Muskels; in dem gereizten (motorischen) Zweige hat sich also der Erregungsprozess von der Reizstelle aus sicher nach beiden Seiten hin fortgepflanzt, erstens centrifugal, wie zu erwarten ist, zu seinen eigenen peripherischen Enden in dem Muskelbauche, zu welchem der Zweig gehört, und zweitens centripetal zur Verzweigungsstelle, wo er dann übergegangen ist auf das stetig damit zusammenhängende Protoplasma derselben Primitivfaser, welches im anderen Zweige zum andern Muskelbauche hingeht. Was aber so von den letzten Endverzweigungen erwiesen ist, dürfte wohl ohne Bedenken auf die ganzen Fasern übertragen werden. So wird es denn trotz des Mangels an absolut strengen Beweisen heutzutage kaum bezweifelt, dass jede Nerven-

faser die Erregung nach beiden Seiten hin fortpflanzen kann. Wir werden später noch andere Thatsachen kennen lernen, welche die doppelsinnige Leitungsfähigkeit der Nervenfasern wahrscheinlich machen.

Eine zweite fundamentale Frage bezüglich der Leitungsfähigkeit des Nerven ist die, ob diese Eigenschaft mit der andern Grundeigenschaft derselben untrennbar verbunden ist, oder ob es Nervenfasern geben kann, die wohl leitungsfähig, aber nicht reizbar sind. Umgekehrt auch nach Nervenfasern zu fragen, welche reizbar, aber nicht leitungsfähig sind, hat einstweilen keinen Sinn, da man kein Mittel besitzt, die Entstehung eines auf die gereizte Stelle beschränkt bleibenden Erregungsprocesses nachzuweisen.

Es könnte auf den ersten Blick scheinen, als ob die nothwendige Verknüpfung der Reizbarkeit mit der Leitungsfähigkeit aus dem Begriffe dieser beiden Eigenschaften schon logisch folge. In der That kann man sagen, die Leitung des Nerven besteht eben darin, dass jeder Querschnitt durch die Erregung im nächst angrenzenden gereizt wird. Reizbar in diesem Sinne des Wortes — d. h. reizbar durch den Erregungsprocess im angrenzenden Abschnitte — muss also jeder Abschnitt des Nerven sein, wenn Leitung stattfinden soll. Damit ist aber noch nicht gesagt, ob jeder Nervenabschnitt auch durch ganz andersartige äussere Anstösse, wie mechanischen Druck oder elektrischen Schlag, in den Erregungszustand gebracht werden kann. Hierüber kann natürlich nur das Experiment entscheiden.

Dieses hat dahin entschieden, dass die Leitungsfähigkeit und die elektrische Reizbarkeit sicher nicht untrennbar verbundene Eigenschaften der Nervenfaser sind. Durch Einwirkung von gewissen Gasen und Dämpfen, namentlich von Kohlensäure, kann man nämlich eine Nervenstrecke ihrer elektrischen Reizbarkeit berauben oder wenigstens ihre Reizbarkeit sehr herabmindern, ohne ihre Leitungsfähigkeit zu schädigen, so dass eine oberhalb der mit dem Gase behandelten Nervenstrecke angebrachte elektrische Reizung eine Zuckung auslöst, eine auf jener Strecke selbst angebrachte versagt.

Es liegt ferner folgende sehr merkwürdige thatsächliche Angabe vor, welche auf die in Rede stehende Frage eine sehr unerwartete Antwort zu geben scheint. Wenn man einen Froschnerven durch mässige Quetschungen stellenweise misshandelt, ohne ihn vom lebenden Thiere zu trennen, so haben die misshandelten Strecken zunächst sowohl die Reizbarkeit als die Leitungsfähigkeit eingebüsst. Nach längerer Zeit stellt sich die Leitung wieder her, so dass das Thier die vom gequetschten Nerven abhängigen Muskeln zu seinen willkürlichen Bewegungen wieder gebrauchen kann. Die misshandelten

Strecken sind auch wieder mechanisch reizbar, nicht aber elektrisch. Die mikroskopische Untersuchung dieser Strecken ergiebt eine Regeneration des Axencylinders, nicht aber der Markscheide. Will man diese Beobachtungen, obgleich sie noch nicht oft wiederholt sind, für massgebend gelten lassen, so hätte man anzunehmen, dass die mechanische Reizbarkeit eine Eigenschaft des Axencylinders und vielleicht von der Leistungsfähigkeit untrennbar, dass dagegen die elektrische Reizbarkeit an das Vorhandensein unversehrtes Nervenmarkes geknüpft wäre.

Wenn auch wirklich die elektrische Reizbarkeit eine Function des Markes wäre, so kann sie nicht wohl seine wesentliche Function während des Lebens sein, wo die elektrische Reizung nur ganz ausnahmsweise vorkommt. Eine Vermuthung über die eigentliche Bedeutung der Markscheide im normalen Lebensverlaufe legt die teleologische Betrachtung der Sache nahe. Mit Markscheide sind ausschliesslich lange Nervenfasern versehen, sowohl innerhalb des Centralorganes (die Fasern der Stränge), als ausserhalb desselben, während die ganz kurzen Verbindungen der Ganglienzellen nackte Axencylinder sind. Die Markscheide wird also eine Bedeutung für die Leitung auf weite Strecken haben, etwa dazu beitragen, dass eine schwache Erregung bei weithingehender Leitung nicht so leicht erlischt. Man könnte sich vorstellen, dass im Mark ein gleichsam explosiver Stoff vorhanden wäre, der sich allemal an der Stelle entzündet, wo die im Axencylinder fortschreitende Erregungswelle ankommt, und dass dann die entstehende Energie als neuer Reiz auf die nächst angrenzende Stelle des Axencylinders wirkt, um die Erregungswelle zu verstärken, respective gleich stark zu erhalten. Diese Vermuthung kann freilich nicht bewiesen werden. Es spricht aber zu ihren Gunsten die merkwürdige Thatsache, dass factisch in den langen motorischen Fasern der peripherischen Nerven (beim Frosche wenigstens) die Erregungswelle durch die Leitung nicht etwa an Energie verliert, sondern vielmehr lawinenartig anschwillt. Man erhält nämlich meist eine stärkere Zuckung, wenn man einen elektrischen Schlag auf eine vom Muskel weit entfernte Stelle des Nerven wirken lässt, als wenn genau derselbe Schlag eine dem Muskel benachbarte Stelle trifft. Man hat sich vielfach bemüht, dieser Thatsache andere Erklärungen zu geben, aber eine unbefangene Würdigung des ganzen vorliegenden, ziemlich umfangreichen Versuchsmateriales lässt doch kaum an dem lawinenartigen Anschwellen der Erregung im Verlaufe der Nervenfaser einen Zweifel aufkommen. Vom teleologischen Gesichtspunkte aus erscheint diese Eigenschaft der Nervenfaser von vornherein sehr annehmbar, denn sie macht die

einmal anatomisch nicht vermeidbaren langen Fasern aus blossen Leitern zu activen Helfern des Centralorganes, welches nur kleine Anstösse auszusenden hat, die auf dem Wege von selbst zu grösserer Energie anwachsen. Ebenso werden die sensiblen Organe um so empfindlicher, wenn eine äusserst minime Erregung an der Peripherie genügt, um lawinenartig angeschwollen im Centrum zur Auslösung einer Empfindung hinlänglich stark anzulangen.

Eine Fundamentalgrösse der Nervenphysiologie ist die Geschwindigkeit, mit welcher sich der Erregungszustand in der motorischen Nervenfaser fortpflanzt. Es gilt zum Zwecke der Bestimmung dieser Grösse vor Allem die Zeit zu messen, welche verstreicht von dem Augenblicke, wo eine bestimmte Stelle des Nerven von einem Reize getroffen wird, bis zu dem Augenblicke, wo der Muskel anfängt, seinen Zustand zu ändern. Einmalige Messung dieses Zeitraumes genügt aber für die Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit noch nicht, denn es geht nicht der ganze Zeitraum auf Fortpflanzung der Erregung, sondern ein Theil desselben wird zur Entstehung der Erregung im Nerven und zur Vorbereitung des Muskels verbraucht, das sogenannte Stadium der latenten Reizung. (Siehe S. 26.) Es muss also die Messung des fraglichen Zeitraumes am selben Nerven zweimal gemacht werden und es müssen die übrigen Umstände für beide Messungen identisch sein; nur muss das eine Mal die gereizte Stelle des Nerven weiter vom Muskel entfernt sein als das andere Mal, dann wird jenes Mal der fragliche Zeitraum um so viel länger ausfallen, als Zeit nöthig ist zur Fortpflanzung durch die Nervenstrecke, welche zwischen den beiden Angriffspunkten des Reizes liegt; wenn man also die Länge derselben ausserdem noch kennt, so lässt sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit berechnen.

Die Messung der kleinen Zeiträume, auf die es ankommt, wird am einfachsten graphisch ausgeführt. Ein nur senkrecht auf und ab beweglicher Zeichenstift lehnt an einem berussten Cylinder, der sich um eine senkrechte Axe mit genau bekannter Geschwindigkeit dreht. In Ruhe zieht also der Stift einen Kreis auf dem Cylinder, der auf dem abgewickelten Cylindermantel eine wagrechte Gerade darstellt, und jedes Millimeter in dieser Geraden entspricht einem bestimmten Bruchtheil einer Secunde. Der Zeichenstift ist nun mit dem Muskel in geeigneter Verbindung (siehe Fig. 3, S. 26), so dass er im Augenblicke steigt, wo der Muskel sich zu contrahiren beginnt. Dieser Augenblick ist also in der Zeichnung bemerkbar, indem hier die Linie aus der geraden Richtung nach oben abbiegt. Man richtet es nun so ein, dass in einem ganz bestimmten Augenblicke, wo der Zeichenstift einem genau bekannten Punkte des Cylinders gegen-

BAYERISCHE STAATS- BIBLIOTHEK MÜNCHEN

übersteht, der Reiz (Inductionsschlag) den Nerven trifft. Das gerade Stück der gezeichneten Linie zwischen diesem Punkte und dem Punkte, wo die Curve anfängt aufwärts abzubiegen, misst die Zeit vom Augenblick der Reizung bis zum Beginne der Zuckung. Macht man also zwei Versuche derart rasch nacheinander und lässt den Reiz zwei verschiedene Punkte des Nerven treffen, so misst die Differenz der zwei geraden Stücke der gezeichneten Linien die Fortpflanzungszeit durch das Nervenstück zwischen den beiden Reizstellen. Dividirt man die Länge dieses Nervenstückes durch die gefundene Fortpflanzungszeit, so hat man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Statt auf einen rotirenden Cylinder, zeichnet man neuerdings häufig auf eine an einem grossen Pendel befestigte Platte.

Im motorischen Froschnerven beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung etwa 26—27 ^{m} in der Secunde. Abkühlung des Nerven auf nahezu Null Grad verkleinert die Fortpflanzungsgeschwindigkeit beträchtlich.

Im elektrotonisirten Nerven ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kleiner als im natürlichen.

In den motorischen Nerven des Menschen (Zweige des *nervus medianus*) ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bestimmt zu durchschnittlich 34 ^{m} per Secunde, eine Zahl, die von der für den motorischen Froschnerven giltigen nicht weit abliegt. Die stärkeren Erregungsanstösse scheinen sich etwas schneller fortzupflanzen als die schwächeren.

Es ist bemerkenswerth, dass in gewissen Nervensträngen niederer Thiere die Erregung sehr viel langsamer fortschreitet. Sie legt z. B. in den Nervensträngen der Teichmuschel nur wenige Centimeter in der Secunde zurück. Diese Thatsache ist besonders deswegen von einigem Interesse, weil manche Erscheinungen die Vermuthung nahelegen, dass auch in gewissen Nervenfasern höherer Thiere, z. B. in den sympathischen Geflechten, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kleiner ist.

5. Capitel. Vergleichung der sensiblen mit der motorischen Nervenfaser.

Wie schon in den einleitenden Betrachtungen dieses Abschnittes bemerkt wurde, verhalten sich die zur centripetalen Leitung bestimmten Nerven den bisher in erster Linie der Untersuchung unterworfenen motorischen wesentlich ganz gleich, indessen hat man doch bei Versuchen an centripetalen Nerven manche Erscheinungen bemerkt,

welche sich an den motorischen nicht zeigen. Namentlich scheinen sich die beiden Nervenarten constanten elektrischen Strömen gegenüber wesentlich verschieden zu verhalten. Man kann leicht am eigenen Körper feststellen, dass die sensiblen Nerven andauernd in Erregung sind, so lange ein elektrischer Strom eine Strecke derselben durchfliesst, denn ebenso lange hat man eine deutliche Empfindung, welche sich bei einigermassen starkem Strome sogar zu heftigem Schmerze steigert. Dagegen sahen wir den Muskel in Ruhe verharren, während ein Strom in constanter Stärke eine Strecke seines Nerven durchfliesst. Nun ist aber die Ruhe des Muskels noch kein Beweis für die absolute Ruhe seiner motorischen Nerven. Um den Muskel in andauernder Zusammenziehung (Tetanus) zu erhalten, bedarf es vielmehr, einer periodisch schwankenden Erregung im Nerven, und eine solche kommt durch den constanten Strom eben in der Regel nicht zu Stande. In manchen Fällen (siehe S. 88) hält allerdings der constante Strom, der durch den motorischen Nerven fliesst, auch den Muskel in dauernder Contraction. Der Unterschied zwischen dem Verhalten der sensiblen und motorischen Nervenfaser ist also vielleicht nur ein scheinbarer.

Auch die Erwärmung auf etwa 45⁰ bringt am sensiblen Nerven regelmässig entschieden Erregung hervor, während, wie wir sahen Erwärmung des motorischen Nerven auf den gleichen Grad, den Muskel meistens in Ruhe lässt. Aber auch hier liegt die Annahme nahe, dass der motorische Nerv in denselben Zustand versetzt wird wie der sensible, und dass nur der Muskel nicht im Stande ist, diesen Zustand seinerseits mit Zusammenziehung zu beantworten.

Es zwingt uns also keine Thatsache zur Annahme einer wesentlichen Verschiedenheit der centripetalen und centrifugalen Nervenfasern.

6. Capitel. Chemischer Process in der Nervenfaser.

Es kann von vornherein nicht bezweifelt werden, dass in der lebenden Nervenfaser fortwährend chemische Processe verlaufen. Es spricht dafür schon die Thatsache, dass Nerven, welche von ihrem Centralorgan getrennt sind, nach einiger Zeit degeneriren. Nach der Analogie der Muskelfaser, mit welcher die Nervenfaser in so vielen Beziehungen übereinstimmt, darf man vermuthen, dass die chemischen Processe in der Nervenfaser auch hauptsächlich in Verbrennung stickstofffreier Verbindungen bestehen, deren massenhaftestes Product Kohlensäure ist, und dass die chemischen Processe im erregten Zustande zu grösserer Intensität angefacht werden.

Die Producte der chemischen Processe des Nerven sind übrigens bis auf den heutigen Tag noch nicht mit voller Sicherheit nachgewiesen. Zwar wollen einige Forscher beobachtet haben, dass ein stark gereizt gewesener Nervenstamm deutlich sauer reagirt. Andere Forscher dagegen bestreiten entweder die Thatache selbst oder geben ihr eine andere Deutung. Auch fehlt es nicht an Angaben, dass die Temperatur nervöser Organe im Erregungszustande steigt, aber auch diese Angaben sind bestritten. so dass auch eine Wärmeentwicklung bei der Erregung keineswegs sicher bewiesen ist.

Diese negativen oder mindestens sehr zweifelhaften Ergebnisse des Suchens nach sichtbaren Spuren chemischer Processe beweisen, dass diese Processe in der Nervenfaser ausserordentlich spärlich, dass ihr Betrag insbesondere ungeheuer weit hinter dem Betrage der chemischen Processe im Muskel zurücksteht. Es deutet hierauf schon der aus der Anatomie bekannte Umstand, dass die Nervenstämme ausserordentlich spärlich mit Blutgefässen versorgt sind, im schroffen Gegensatz gegen die Muskeln, welche überall von einem reichlichen Capillarnetz durchzogen sind. Hieraus geht hervor, dass die Nervenstämme einen verschwindend kleinen Stoffwechsel haben. Für grosse Stabilität des chemischen Gefüges der Nervenfaser und Trägheit ihrer chemischen Processe spricht ferner auch die Thatsache, dass — wie es scheint — kein Gift auf die eigentlichen Nervenfasern wirkt. Zwar liegen einige gegentheilige Angaben vor, dieselben sind aber sämmtlich mangelhaft begründet.

Vor Allem ist es eine meist wenig beachtete physiologische Thatsache, welche beweist, dass selbst bei intensivster Erregung die chemischen Processe in der Nervenfaser von verschwindend kleinem Betrag sind. Diese Thatsache besteht in der fast vollkommenen Unermüdlichkeit der Nervenfaser. In welchem Grade diese Eigenschaft den sensiblen Nervenfasern zukommt, erfährt Mancher an sich selbst, wenn er Tage lang die rasendsten Schmerzen auszuhalten hat. Aber auch über die Unermüdlichkeit motorischer Nerven muss man staunen, wenn man an ihnen eigens darauf hin experimentirt. Selbstverständlich muss man bei solchen Versuchen die Bedingungen so setzen, dass der Muskel, welcher als Reagens auf die Erregung des betreffenden Nerven dient, von der Ermüdung ausgeschlossen ist, oder sich immer leicht wieder erholen kann. Man muss zu diesem Ende an einem Thiere, etwa einem Frosch, experimentiren, das soweit unversehrt ist, dass der Muskel noch vom Blut in normaler Weise durchströmt ist. Wenn man alsdann den zugehörigen Nervenstamm vom Centrum abtrennt und aus dem Thierkörper herauslegt, so kann natürlich nicht von einem Ersatz seiner Stoffe die Rede sein. Gleichwohl kann

man diesen Nerven mit colossalen elektrischen Reizen zehn Minuten lang misshandeln, und sofort zuckt der Muskel doch wieder auf die schwächsten Reize des Nerven, welche anfänglich Zuckung hervorriefen. Allesfalls bemerkt man eine Minderung der Erregbarkeit in der dem Reize selbst ausgesetzt gewesenen Nervenstrecke.

7. Capitel. Ganglienzelle.

Das zweite Element des Nervengewebes ist die sogenannte „Ganglienzelle" oder „Nervenzelle". Sie ist ein Protoplasmaklümpchen mit Kern und Kernkörperchen, von demselben gehen stets mindestens zwei Protoplasmafäden aus, welche sie mit andern Elementen des Nervensystems, Fasern oder Zellen in Verbindung setzen. Diese Behauptung ist eine Forderung der Physiologie, wenn es auch der histiologischen Forschung noch nicht gelungen ist, an allen Nervenzellen zwei Ausläufer nachzuweisen, und die Histiologie daher noch von „unipolaren" und „apolaren" Ganglienzellen, d. h. von Nervenzellen mit nur einem Ausläufer und solchen ohne Ausläufer spricht. Eine unipolare Nervenzelle wäre eine Sackgasse, d. h. ein peripherisches Endorgan, keine Ganglienzelle im engeren Sinne des Wortes. Eine apolare Nervenzelle vollends könnte gar nicht als Theil des Nervensystems betrachtet werden. Da nämlich die Fortpflanzung der Erregung durchaus nur im stetig zusammenhängenden Protoplasma stattfinden kann, so könnte eine isolirte Zelle Erregung weder empfangen, noch auf andere Elemente übertragen, sie wäre ein selbständiges Thierindividuum, das parasitenartig im Nervensystem ein Sonderleben führte.

Leider ist es uns unmöglich, über die Eigenschaften und Thätigkeiten der Ganglienzellen in ähnlicher Weise zu experimentiren, wie wir es an den Nervenfasern konnten. Man kann nämlich nie Agentien, deren Einwirkung geprüft werden sollte, auf die Ganglienzellen ausschliesslich wirken lassen, da neben solchen überall auch faserige Elemente liegen. Man hat daher nur indirect aus den Erscheinungen am Nervensystem in seinem Zusammenhange einige allgemeine Sätze über die Ganglienzelle folgern können.

1. Das Protoplasma der Ganglienzelle ist eines besonderen Zustandes fähig, der mit dem Erregungszustande der Nervenfaser völlig einerlei oder ihm wenigstens sehr ähnlich ist, den wir daher füglich mit demselben Namen, nämlich des „Erregungszustandes", belegen können.

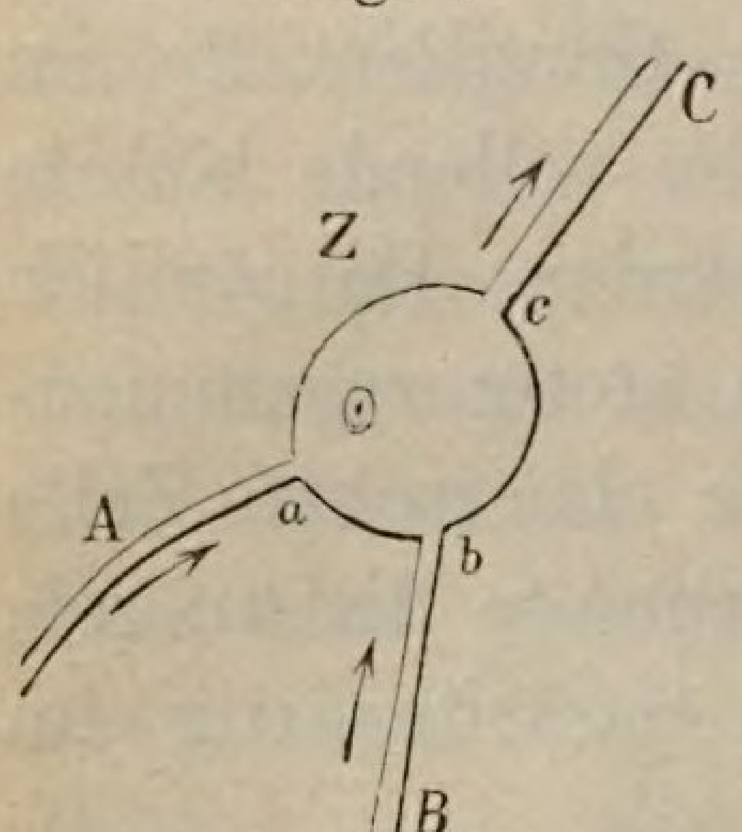
2. Höchst wahrscheinlich kommt der Ganglienzelle auch die Eigenschaft der Reizbarkeit zu, d. h. ihr Protoplasma kann in den

Erregungszustand versetzt werden durch directe Einwirkung äusserer, dem Nervensystem fremder Agentien, die als Reize zu bezeichnen wären. Ob alle Reize der Nervenfasern auch Reize für die Nervenzelle sein können, ist zweifelhaft. Es verdient noch hervorgehoben zu werden, dass im Verlaufe des normalen Lebens die Ganglienzelle wohl nur ausnahmsweise der Angriffspunkt von äusseren Reizen sein wird.

3. Der Erregungszustand kann von anderen Elementen her auf dem Wege der Protoplasmafäden, die von ihr ausgehen, in die Ganglienzelle hineingetragen werden und ebenso kann sich die Erregung aus einer Ganglienzelle auf eben solchen Wegen zu anderen Elementen des Systems fortpflanzen. Die Ganglienzelle kann somit als Leiter der Erregung functioniren und sie ist in dieser Beziehung vermöge ihres mehrseitigen Zusammenhanges der Ort, wo die Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere übertragen wird.

4. An den Einpflanzungsstellen der Ausläufer in die Ganglienzellen scheinen häufig — wenn ein gröblich mechanisches Bild erlaubt ist — klappenartige Vorrichtungen zu bestehen, welche dem Erregungsstrom nur in einer Richtung den Durchtritt verstatten. Es sei beispielsweise *Z* (Fig. 9) ein Ganglienzellkörper und *a*, *b*, *c* seien die Einpflanzungsstellen dreier Ausläufer. Es komme nun vor, dass bei *a* Erregung in der Richtung des Pfeiles in die Zelle eintritt, dann darf man annehmen, dass nie Erregung von *Z* bei *a* nach der Faser *A* hin austreten kann. Wenn sich umgekehrt Erregung von *Z* aus nach der Faser *C* entladen kann, so muss man sich bei *c* eine Einrichtung vorstellen, welche verhindert, dass sich die Erregung von *C* nach *Z* fortpflanzt. Die Ganglienzelle würde also, sofern sie überall als Leiter functionirt, nur einseitig leiten können von *A* nach *C* und vielleicht auch noch von *B* nach *C*, wofern wir uns die Stelle *b* wie *a* eingerichtet denken wollen, nie aber umgekehrt von *C* nach *A* oder *B*. Die Wahrscheinlichkeit dieses merkwürdigen Satzes ergiebt sich aus folgender Betrachtung. Noch so heftige Erregung vieler Nervenbahnen, z. B. der aus dem Rückenmark austretenden motorischen Nerven, bringt nie eine merkliche Wirkung im centralen Nervensystem hervor. Da aber die motorischen Nervenbahnen selbst nachgewiesenermassen auch centripetal leiten, so muss der Mangel einer Wirkung im Centrum darauf beruhen, dass an der Einpflanzungsstellle der Faser in die Ganglienzelle jeder Erregung der Eintritt verwehrt ist.

Fig. 9.



Von den mehr oder weniger zahlreichen Ausläufern einer

Ganglienzelle werden daher gewisse der Zuleitung und gewisse andere der Ableitung bestimmt sein, man wird sie mit anderen Worten in centripetale und centrifugale eintheilen können.

5. Wenn auf dem Wege einer zuleitenden Faser ein Erregungsstrom zu einer Ganglienzelle gelangt, so überträgt sich derselbe im Allgemeinen nicht unterschiedslos auf alle ableitenden Fasern derselben, es kann vielmehr je nach dem jeweiligen Zustand der Zelle (willkürlich) der eine oder der andere Ableitungsweg begünstigt werden; wahrscheinlich hat hierauf unter anderem auch der Umstand Einfluss, ob die Zelle zugleich auch noch auf anderen ihrer Zuleitungsbahnen Erregung erhält oder kurz zuvor erhalten hat.

6. Der von der Ganglienzelle ausgehende Erregungsstrom kann sich vom zugehenden sowohl bezüglich der Gesammtstärke, als bezüglich der zeitlichen Vertheilung wesentlich unterscheiden. Die Zelle kann zum zugehenden Erregungsstrom aus eigenen Mitteln etwas zusetzen, so dass der abgehende stärker ist. Sie kann auch umgekehrt vom zugehenden etwas gleichsam absorbiren, so dass der abgehende schwächer ist. Diese Schwächung kann sich bis zu völliger Unterdrückung steigern. Die Frage, ob der entgegengesetzte Fall auch möglich ist, d. h. ob ein abgehender Erregungstrom von der Zelle ausgehen kann, ohne dass irgend welche Erregung zufliesst, ist offenbar einerlei mit der oben schon berührten Frage, ob die Ganglienzellen im Verlaufe des normalen Lebens durch fremde Reize etwa von Seiten des Blutes erregt werden können.

Was die Aenderung der zeitlichen Vertheilung des Erregungsstromes angeht, so ist besonders der ganz unzweifelhaft häufig vorkommende Fall bemerkenswerth, dass ein ununterbrochener Erregungsstrom der Zelle zugeht, und dass der abgehende Erregungsstrom aus einzelnen gesonderten Entladungen besteht. Der Erregungsstrom gleicht hier einem Flüssigkeitsstrom, der von der Ganglienzelle gleichsam aufgestaut und in periodische Güsse verwandelt wird. Diese Fähigkeit der Ganglienzelle bezeichnet man als die der Hemmung und es ist besonders merkwürdig, dass dieselbe bei manchen Ganglienzellen durch Erregung, welche ihnen von besonderen Fasern zugetragen wird, verstärkt werden kann. Denken wir uns z. B. Z in Fig. 9 wäre eine hemmende Zelle und ein durch die Faser A ihr zugehender Erregungsstrom würde demzufolge in periodische Entladungen auf dem Wege C verwandelt. Jetzt ist es möglich, dass Erregung, die durch B zu Z kommt, weit entfernt den abgehenden Erregungsstrom zu unterstützen, vielmehr die Hemmung verstärkt, so dass die Entladungen nach C hin seltener werden, oder ganz aufhören, solange die Erregung von B her dauert. Nerven-

fasern, welche in der eben gedachten Beziehung zu hemmenden Ganglienzellen stehen, nennt man hemmungsverstärkende oder schlechtweg Hemmungsfasern.

In den Ganglienzellen sind die chemischen Processe namentlich während des Erregungszustandes jedesfalls äusserst lebhaft, darauf deutet schon die enorm reichliche Speisung aller Anhäufungen von Ganglienzellen mit arteriellem Blute, besonders aber die sehr rasche Ermüdung und vollständige Einstellung der Function, sowie nur kurze Zeit die Zufuhr von arteriellem Blute abgeschnitten ist. Wahrscheinlich ist die Lebhaftigkeit des chemischen Processes in den Ganglienzellen noch grösser als in der Muskelfaser.

Anhang.

Ueber die elektromotorischen Eigenschaften des Muskel- und Nervengewebes.

Schon am Ende des vorigen Jahrhunderts hat man Spuren elektromotorischer Wirkungen am Muskelgewebe entdeckt. Sie wurden alsbald Gegenstand besonders eifriger Erforschung, weil man Grund zu der Annahme zu haben glaubte, dass die elektrischen Kräfte vielleicht im Muskel die eigentlichen Triebkräfte seien. Obgleich nun seit jener Zeit ein ungeheueres Material von Thatsachen über die elektromotorischen Eigenschaften der Muskelfaser und die später entdeckten sehr ähnlichen Eigenschaften der Nervenfaser aufgehäuft ist, hat sich doch die Erwartung noch nicht realisirt, in ihnen den Schlüssel zur Function dieser Gewebselemente zu finden. Die elektromotorischen Erscheinungen an Muskel und Nerv stehen immer noch als räthselhafte, anscheinend zufällige Begleiter neben den eigentlichen Lebenserscheinungen. Gleichwohl muss auch eine noch so kurz gefasste Darstellung der Physiologie wenigstens die wichtigsten dieser elektromotorischen Eigenschaften berühren, da auch heute noch nicht die Hoffnung aufzugeben ist, dass über kurz oder lang von dieser Seite her das hellste Licht auf die Function von Nerv und Muskel fallen wird.

Der festest begründete Satz in der Lehre von der elektromotorischen Wirksamkeit der Muskel- und Nervenfaser ist folgender. Wenn man ein aus parallelen Fasern gebildetes Muskel- oder Nervenbündel durch zwei Endquerschnitte begrenzt, so verhält sich jeder Punkt der natürlichen Oberfläche elektropositiv gegen jeden Punkt des einen oder des andern Endquerschnittes, d. h. wenn man das

eine Ende eines elektrischen Leiters an einen Punkt der natürlichen Oberfläche, das andere an einen Punkt des einen oder des andern künstlichen Querschnittes anlegt, so fliesst durch den Leiter ein Strom vom ersteren Punkte zum letzteren.

Zwischen einem so durch zwei künstliche Querschnitte begrenzten Nerven- und Muskelcylinder besteht in Bezug auf diese elektromotorische Wirksamkeit nach aussen lediglich ein quantitativer Unterschied. Die von einem Nervencylinder ausgesandten Ströme sind so schwach, dass sie nur an den allerempfindlichsten, in den angelegten Leiterbogen eingeschalteten galvanometrischen Vorrichtungen sichtbar gemacht werden können.

Am Muskel lassen sich die Ströme weit leichter nachweisen, ja es bedarf dazu nicht einmal einer galvanometrischen Vorrichtung. Man kann den Muskelstrom durch seine reizende Wirkung auf einen motorischen Nerven nachweisen. Wenn man einen frischen querdurchschnittenen Muskel hinlegt und lässt darauf das freie Ende des Nerven eines andern Nervmuskelpräparates so fallen, dass derselbe mit einer Strecke die natürliche Oberfläche, mit einer andern, den Querschnitt des ersten Muskels berührt, so zucken die Muskeln des Präparates, weil der Strom des ersten Muskels sich plötzlich in die berührende Strecke des Nerven ergiesst. Bei gehöriger Reizbarkeit des Präparates zucken seine Muskeln, auch wenn der Nerv vom ersten Muskel wieder abgehoben wird. Die Zuckung beim Auflegen wäre nach der obigen Bezeichnungsweise (siehe S. 87) als Schliessungs-, die beim Abheben als Oeffnungszuckung zu bezeichnen.

Der zierlichste Versuch zum Nachweis des Muskelstromes besteht wohl darin, dass man einen Muskel durch seinen eigenen Strom zur Zuckung bringt. Er kann folgendermassen angestellt werden. Man hängt einen möglichst frischen Froschsartorius an seiner Knieendsehne auf und bringt am Beckenende einen glatten Querschnitt an. Diesem nähert man nun die Oberfläche einer gutleitenden Flüssigkeit, z. B. halbprocentige Salzsäurelösung von unten her. Sowie die Oberfläche das Muskelende berührt zuckt der Muskel. Es bildet nämlich jetzt die Flüssigkeit einen leitenden Bogen zwischen Querschnitt und den nächst angrenzenden Theilen der natürlichen Oberfläche und der durch diesen Leiter ergossene Strom hat seine Ergänzung zum Ringstrom in den unteren Enden der Faser selbst, welche bei gehöriger Reizbarkeit dadurch in den Erregungszustand gerathen. Dieser schöne Versuch wurde anfangs irrthümlich als ein Beispiel chemischer Reizung der Muskelfaser gedeutet.

Am ganz unversehrten Nerven und Muskel zeigen sich im ruhenden Zustand entweder gar keine oder wenigstens nur minime, nicht

regelmässige Spuren elektromotorischer Wirksamkeit. Es hat daher am meisten für sich, anzunehmen, dass die beschriebenen elektromotorischen Gegensätze erst durch die Verletzung des Nerven oder Muskels hervorgerufen werden. Indessen wird auch die entgegenstehende Ansicht, dass schon im unversehrten Nerven und Muskel elektromotorisch entgegengesetzte Massen in regelmässiger Anordnung vorhanden seien, von vielen Autoren verfochten. Eine ganz definitive Entscheidung dieses eine Zeit lang sehr lebhaft geführten Streites ist noch nicht möglich und passt eine Abwägung der für und wider beigebrachten Gründe nicht in den Rahmen dieser kurzen Darstellung.

Das Hauptinteresse der elektromotorischen Erscheinungen am Nerv und Muskel beruht darauf, dass eine verhältnissmässig negative elektrische Spannung einem Nerven- oder Muskelabschnitte auch durch den Erregungsprocess beigebracht wird, was auf verschiedene Arten bewiesen werden kann. Am deutlichsten zeigt es sich bei der sogenannten „negativen Schwankung“ des Muskel- und Nervenstromes. Man versteht hierunter folgende Erscheinung. Es sei ein Muskel- oder Nervencylinder durch künstliche Querschnitte begrenzt und ein ableitender Bogen sei mit dem einen Ende an einen Punkt der natürlichen Oberfläche, mit dem andern Ende an einen Punkt des einen Querschnittes angelegt. Ein in diesen Leiter eingeschaltetes Galvanometer wird eine bleibende Ablenkung zeigen, entsprechend dem constanten Muskel- oder Nervenstrom, welcher im Bogen der natürlichen Oberfläche zum (negativen) künstlichen Querschnitte fliesst. Wird jetzt der Nerv an einem von den Ableitungsstellen weit entfernten Punkte, resp. der Muskel von seinem noch erhaltenen Nerven aus etwa durch eine Reihe von Inductionsschlägen tetanisirt, so zeigt das Galvanometer eine bedeutende Abnahme des Stromes — eine „negative Schwankung“ desselben. — Nach Aufhören der Reizung stellt sich unter günstigem Umstande die ursprüngliche Stromstärke wieder ein. Der Erregungszustand gleicht also die elektrische Spannung zwischen natürlicher Muskel- resp. Nervenoberfläche und Querschnitt mehr oder weniger vollständig aus, und zwar nicht durch Positivwerden des Querschnittes, sondern dadurch, dass die unversehrte Substanz auch negativ wird. Dies lässt sich entscheiden durch besondere Versuche, in denen die beiden Enden des ableitenden Bogens an unversehrten Stellen des Nerven oder Muskels angelegt sind, so dass im Ruhezustande kein Strom vorhanden ist. Bringt man es jetzt dahin, dass der Kreis nur in solchen Momenten geschlossen ist, wo die Erregungswelle gerade unter dem einen Leiterende angelangt ist, die Anlegungsstelle des andern Endes aber noch nicht erreicht hat, so zeigt sich im Bogen ein Strom von der unerregten zur erregten Stelle, diese ist

also gegen ihren natürlichen Zustand elektrisch negativ geworden. Diese letzteren Versuche, welche zu den subtilsten der Physiologie gehören, erfordern eine Menge von künstlichen Veranstaltungen und Vorsichtsmassregeln, welche hier selbstverständlich nicht zu erörtern sind.

Die zuerst beschriebene und leicht zu beobachtende negative Schwankung des Muskel- und Nervenstromes beim Tetanus ist natürlich wie dieser selbst kein eigentlicher Ruhestand, sondern es wird die elektrische Spannung der unversehrten Muskel- oder Nervenstelle, an welcher das eine Ende des ableitenden Bogens anliegt, entsprechend den periodischen Erregungsanstössen periodisch mehr negativ und wieder positiv; da aber das verhältnissmässig träge Galvanometer diesen Schwankungen nicht folgen kann, so zeigt es durch die Verkleinerung der Ablenkung nur an, dass im Ganzen während der Dauer des Tetanus weniger positive Spannung an der unversehrten Ableitungsstelle zur Wirkung kommt.

Die früher beschriebenen Eigenschaften eines reizbaren Nervenmuskelpräparates bieten ein Mittel, diese Schwankungen direct nachzuweisen. An einem querdurchschnittenen Muskel, der noch mit seinem Nerven versehen ist, lege man nämlich den Nerv eines zweiten Nervmuskelpräparates so an, dass er sowohl die natürliche Oberfläche als den Querschnitt berührt, so dass sich also ein Zweig des Muskelstromes durch ihn ergiesst. Tetanisirt man jetzt den ersten Muskel von seinem Nerven aus, so verfällt der Muskel des zweiten Präparates ebenfalls in — den sogenannten „secundären“ — Tetanus, zum Beweise, dass sein Nerv nicht von einem verminderten constanten, sondern von einem Strome durchflossen ist, dessen Intensität auf- und abschwankt. Solchen secundären Tetanus hat man auch erhalten, wenn der primäre Muskel durch seinen Nerven noch mit dem Rückenmarke im Zusammenhange und sein Tetanus nicht durch künstliche Reizung des motorischen Nerven hervorgerufen war, sondern durch Hautreizung des Thieres, das zuvor durch Strychnin schwach vergiftet war.

Wird der primäre Muskel blos durch einen Schlag zu einer Zuckung gereizt, so erfolgt im zweiten Muskel auch nur eine Zuckung — die sogenannte „secundäre Zuckung — natürlich weil jetzt nur für einen Moment die unversehrte Substanz des primären Muskels negativ wird.

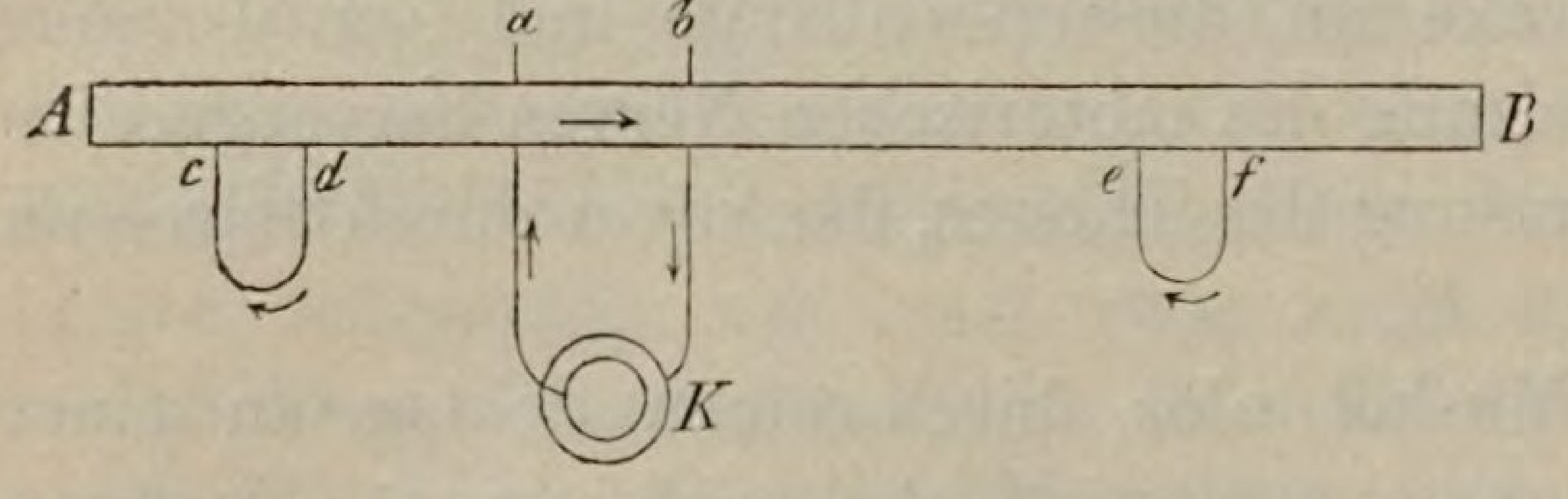
Um secundäre Zuckung, resp. secundären Tetanus hervorzurufen, bedarf es übrigens keines künstlichen Querschnittes am primären Muskel. Der secundäre Nerv kann einem ganz unversehrten primären Muskel beliebig angelegt werden, immer erfolgt bei seiner Reizung

Zuckung, resp. Tetanus im secundären Muskel. Es ist dies ja auch ganz begreiflich, wenn man bedenkt, dass die Fortpflanzung der Erregungswelle in den Fasern des primären Muskels Zeit braucht, es also immer gewisse Augenblicke geben wird, in denen der secundäre Nerv sowohl erregte als auch unerregte Punkte berührt, also von einem Strome durchflossen wird, und andere Augenblicke, in denen entweder alle Berührungspunkte unerregt oder erregt sind, in denen also kein erheblicher Strom vorhanden ist.

Als primärer Muskel kann auch ein lebendes Herz, am besten ein blossgelegtes Kaninchenherz dienen. Legt man auf ein solches ganz beliebig den Nerven eines gut reizbaren Froschpräparates, so sieht man seine Muskeln bei jedem natürlichen Schlage des ersteren zucken — beiläufig gesagt, wohl die eleganteste Demonstration auf dem ganzen Gebiete der Lehre von den elektromotorischen Eigenschaften der Gewebe. In neuerer Zeit ist es sogar gelungen die negative Schwankung des Herzmuskelstromes am lebenden Menschen nachzuweisen. In der That muss sich ja der Herzmuskelstrom durch den ganzen Körper ergiessen und wenn man an passenden Stellen der Oberfläche Elektroden anlegt, so muss man in eine dazwischen geschaltete stromprüfende Vorrichtung einen Zweig des Stromes ableiten können. Wendet man zu diesem Zwecke das sogenannte Capillarelektrometer an, so zeigt sich die negative Schwankung bei jedem Herzschlage deutlich.

Der Nervenstrom ist zu schwach, um von einem Nerven aus secundäre Zuckung oder secundären Tetanus zu erregen. Am Nerven kommt aber noch eine andere elektromotorische Erscheinung vor, welche am Muskel nicht nachzuweisen ist.

Fig. 10.



Wenn nämlich eine Strecke *a b* (Fig. 10) eines Nerven von einem elektrischen Strome durchflossen wird, so erleidet das elektrische Verhalten des Nerven eine wesentliche Aenderung, die man als „Elektrotonus" bezeichnet. Es addirt sich zu der vorhandenen elektromotorischen Kraft eine neue, die „elektrotonische". Diese treibt durch einen irgendwo angelegten ableitenden Bogen einen Strom, dessen Richtung, im betreffenden Nervenstücke ergänzt, dieselbe ist wie die des fremden Stromes, der den Elektrotonus hervorruft. Wenn also dieser (siehe Fig. 10) von *a* nach *b* fliesst, so wird in einem bei *c d* oder bei *e f* angelegten Bogen der elektrotonische Strom die

Richtung des Pfeiles haben, denn die Ergänzung des Stromes würde in Uebereinstimmung mit der Richtung *a b* von *c* nach *d* und von *e* nach *f* gehen.

Stellt man den Versuch nach dem Schema der Fig. 10 wirklich an, so wird der elektrotonische Strom ziemlich ungetrübt zur Erscheinung kommen, weil die natürliche elektromotorische Wirksamkeit des Nerven zwischen nahe benachbarten Punkten des Längsschnittes, wie *c* und *d* einerseits, *e* und *f* andererseits, fast Null ist. Wie sich die Strecke *a b* — die „intrapolare" Strecke — des Nerven elektromotorisch verhält, kann man natürlich nicht untersuchen, weil in einen hier angelegten Bogen zu mächtige Zweige des elektrotonisirenden Stromes sich ergiessen würden.

Die elektrotonische Wirksamkeit des Nerven ist am grössten in der Nähe der Elektroden des fremden Stromes und nimmt nach beiden Seiten ab, je weiter man sich mit dem ableitenden Bogen von jenen Elektroden entfernt. An derselben Stelle wächst die elektrotonische Wirksamkeit mit der Stärke des fremden Stromes, jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze.

Die elektrotonische Kraft ist unter günstigen Bedingungen viel grösser als die nach aussen wirksame natürliche elektromotorische Kraft des Nerven. Unter günstigen Bedingungen ist z. B. im ableitenden Bogen beobachtet eine elektrotonische Kraft halb so gross wie die elektromotorische Kraft einer Daniell'schen Kette.

Die beschriebenen Erscheinungen des Elektrotonus am Nerven sind nicht eigentliche Lebenserscheinungen, sie beruhen vielmehr auf einer inneren galvanischen Polarisation an der Grenze des besser leitenden Axencylinder und der schlechter leitenden Marksubstanz. Sie lassen sich vollkommen nachahmen an künstlichen langgestreckten Leitern, welche aus einem gut leitenden Kern und einer schlechter leitenden Hülle bestehen.

4. Abschnitt. Physiologie des Nervensystems.

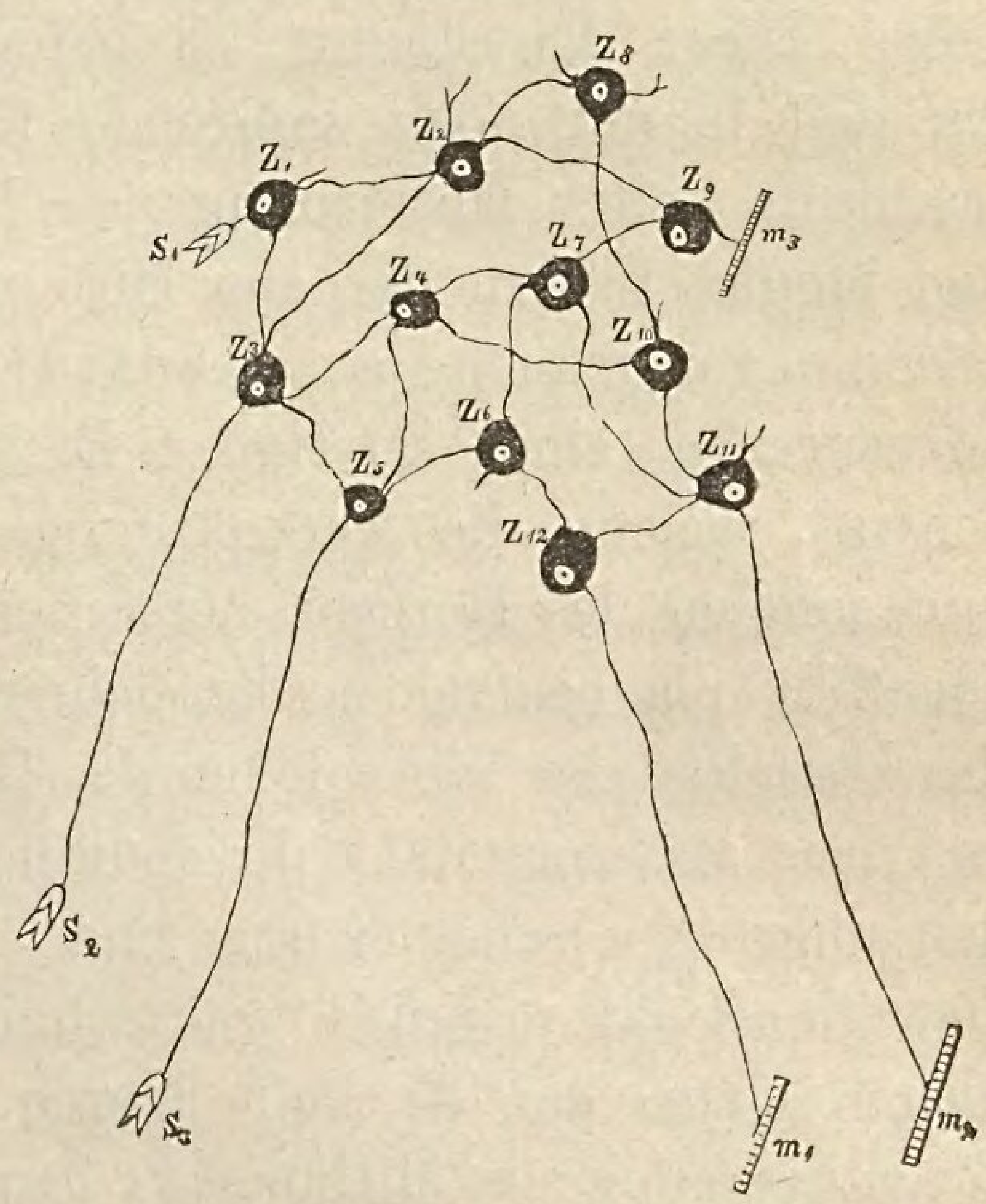
1. Capitel. Allgemeine Betrachtungen über das Nervensystem.

Ein Gebilde, welches aus Nervenfasern und Nervenzellen derart zusammengesetzt ist, dass jedes seiner Elemente mit jedem anderen, sei es auch auf weitem Umwege, stetig zusammenhängt, nennen wir ein „Nervensystem". Es ensteht vor allen anderen die Frage: besitzt der Säugethierkörper und der menschliche Körper insbesondere ein Nervensystem oder mehrere, d. h. hängen ausnahmslos alle Nervenzellen und Nervenfasern des ganzen Körpers stetig zusammen oder zerfallen vielleicht die sämmtlichen Nervenelemente des Körpers in mehrere Gruppen derart, dass zwar die sämmtlichen Elemente jeder Gruppe unter sich zusammenhängen, dass aber die Elemente der einen Gruppe mit den Elementen der andern in keinerlei stetigem Zusammenhange stünden? In diesem letzteren Falle würden wir sagen müssen: der menschliche Körper besitze mehrere von einander unabhängige Nervensysteme, denn in diesem Falle würde sich von einem Elemente der einen Gruppe der Erregungsprocess niemals zu einem Elemente der andern fortpflanzen können.

Anatomisch kann diese Frage nicht entschieden werden, und auch zur physiologischen definitiven Entscheidung fehlen uns heute noch genügende Thatsachen. Es ist aber in hohem Grade wahrscheinlich, dass ein durchgängiger stetiger Zusammenhang aller nervösen Elemente besteht, und dass wir daher berechtigt sind von einem Nervensystem des menschlichen Körpers zu sprechen. Wenigstens ist so viel sicher, dass bis jetzt noch keine Thatsache uns zwingt, mehrere von einander ganz abhängige Nervensysteme anzunehmen.

Der Bauplan des ganzen Nervensystems kann etwa durch die Fig. 11 anschaulich gemacht werden. Jedes faserige Element ist entweder ein Verbindungsweg zwischen zwei Zellen oder es ist nur am einen Ende mit einer Zelle verknüpft, an einem andern Ende dagegen

mit einem dem Nervensystem fremden Gebilde. Die faserigen Elemente der ersten Art können wir füglich „centrale Fasern“ nennen, die Fasern der zweiten Art „peripherische“, sofern sie mit einem Ende aus dem Nervensystem heraustreten. Die fremden Gebilde, mit denen die Enden der peripherischen Nervenfasern verknüpft sind, zerfallen in zwei Gruppen. Die eine Gruppe bilden die Reizaufnahmestellen, d. h. Veranstaltungen, mittelst deren äussere physische Agentien das Nervenende erregen können. Im Schema Fig. 11 sind bei s_1 s_2 s_3 solche Apparate durch schwalbenschwanzförmige Gestalten mit Pfeilspitzen nach innen symbolisch angedeutet. Die Bezeichnung der hier einwirkenden Agentien als „äussere“ ist vom Standpunkt des Nervensystems zu verstehen, für welchen z. B. auch der Blutdruck oder die chemische Beschaffenheit des Blutes ein „Aeusseres“ ist. Weitaus die meisten Reizaufnahmestellen oder sensiblen Punkte werden aber regelmässig von Agentien erregt, welche auch vom Standpunkt des Gesammtkörpers aus als „äussere“ zu bezeichnen sind, als z. B. von Wärme, Druck fremder Körper, Schwingungen der Luft, Aetherstrahlungen. Die zweite Gruppe von fremden Gebilden, mit denen die peripherischen Nervenfasern verknüpft sind, umfasst die Apparate, in welchen auf Anlass der Nervenerregung physikalische Kräfte ausgelöst werden, so dass eine Wirksamkeit nach aussen eintritt. Im Schema sollen die Bändchen bei m_1 m_2 m_3 solche Apparate andeuten. Mit ihrer Gestalt und querstreifigen Zeichnung soll erinnert werden an das zahlreichste und wichtigste Element dieser Gruppe, die quergestreifte Muskelfaser. Es gehören aber zu derselben noch manche anderen Elemente, z. B. die Drüsenzellen und die elektrischen Apparate einiger Fische. Die peripherischen Nervenfasern zerfallen somit in zwei Gattungen. In den Fasern der einen Gattung, welche mit reizaufnehmenden Apparaten verknüpft sind, findet regelmässig nur eine centripetale Leitung statt, man kann sie daher centripetale oder „sensible“ im weiteren Sinne des Wortes nennen. In den Fasern der andern Gattung, die mit Muskelfasern oder anderen nach aussen wirksamen Apparaten


Fig. 11.

verknüpft sind, wird regelmässig die Erregung nur centrifugal geleitet. Man kann sie als centrifugale oder „motorische" im weiteren Sinne bezeichnen.

Im Grossen und Ganzen gilt von der räumlichen Anordnung des Nervensystems der Säugethiere Folgendes. Die Ganglienzellen nebst ihren centralen Verbindungsfasern sind in eine compacte Masse zusammengefasst, die wir das Cerebrospinalorgan oder Hirn und Rückenmark nennen. Von hier aus gehen die peripherischen Nervenfasern, in einzelne mehr oder weniger lange Stämme geordnet, zu den Reizaufnahmestellen einerseits und zu den Muskeln, Drüsen etc. andererseits. Diese Anordnung ist jedoch keineswegs ganz durchgreifend. Es sind immer noch zahlreiche Ganglienzellen in den Organen zerstreut in weiter Entfernung von Hirn und Rückenmark, so dass von den langen Fasern der aus Hirn und Rückenmark tretenden Nervenstämme gar manche als „centrale" von Zelle zu Zelle gehende Faser anzusprechen sind. So sind z. B. im *nervus vagus* sicher viele Fasern central, welche die Verknüpfung zwischen Ganglienzellen des Hirns und solchen des Herzens herstellen, und im *nervus splanchnicus* sind ebenfalls als central zu bezeichnende Fasern, welche Ganglienzellen des Darmkanales mit solchen des Rückenmarkes verbinden. So kommt es, dass andererseits wahrscheinlich viele peripherische Nervenfasern von mikroskopischer Kürze sind. Z. B. die motorischen Fasern der Darmmuskulatur gehen wahrscheinlich aus von Ganglienzellen, die dicht neben den Muskeln liegen, und ihr Verlauf wird sich nach Bruchtheilen eines Millimeters bemessen.

Der ganze Lebensprocess des Nervensystems setzt sich nun aus Acten folgender Art zusammen. Durch einen äusseren Reizanstoss entsteht an einem sensiblen Punkte der Erregungsvorgang, er pflanzt sich längs der daselbst beginnenden sensiblen Faser nach dem Centrum fort, kann hier, je nach der Disposition der Ganglienzellen, sehr verschiedene Wege einschlagen und kommt endlich auf der Bahn dieser oder jener centrifugalen Faser zu einem Arbeitsapparate, wo er zu einer äusseren Wirkung führt. Es ist dabei besonders noch das zu beachten, dass von einem bestimmten sensiblen Punkte zu einer bestimmten Muskelfaser in der Regel sehr viele verschiedene Wege durch das Nervensystem führen. So z. B. kann in unserem Schema die bei s_2 entstandene Erregung nach m_1 gelangen auf dem Wege z_3 z_5 z_6 z_{12} oder auf dem Wege z_3 z_4 z_7 z_{11} z_{12} oder auf dem Wege z_3 z_2 z_8 z_6 z_{12} u. s. w. Nur hierdurch wird es erklärbar, dass oft bei umfangreichen pathologischen Zerstörungen im Nervensystem keine Leitung unterbrochen erscheint.

Es ist hier der Ort, noch den physiologischen Standpunkt in der Betrachtung des Nervensystems von anderen Standpunkten scharf abzugrenzen, was keineswegs immer mit völliger Klarheit geschieht. Für die Physiologie als Wissenschaft der äusseren sinnlichen Erfahrung ist ein fremdes Nervensystem durchaus nur ein Object der äusseren sinnlichen Wahrnehmung, d. h. Aggregat materieller Theilchen, und die Bewegungen, welche darin vorgehen, sind für diesen Standpunkt durchaus nur mechanische Probleme. Was dieser Erscheinung als eigentliche Wesenheit an sich zu Grunde liegt, darüber sagt die Naturwissenschaft überall nichts aus. Die naturwissenschaftliche Betrachtung eines Nervensystems, resp. eines ganzen Thieres als mechanisches Problem schliesst aber ferner nicht aus, dasselbe von einem ganz andern Standpunkte aus zu untersuchen und, z. B. vom ästhetischen, darin ein Element einer schönen oder hässlichen Zusammenstellung oder vom ethischen Standpunkte aus ein Rechtssubject zu finden. Besonders ist dies hervorzuheben: das Ding, welches unserer sinnlichen Wahrnehmung als fremdes Nervensystem, d. h. als ein Aggregat von Eiweisstheilchen und anderen Stofftheilchen in dieser oder jener räumlichen Anordnung und insofern als Mechanismus erscheint, das kann möglicher Weise ihm selbst in innerer Anschauung als empfindendes und wollendes Subject erscheinen. Dies ist sogar vollständig sicher, aber nicht aus empirischen naturwissenschaftlichen Gründen, da Empfindung und Wollen eines andern Subjectes nie Gegenstand der sinnlichen Wahrnehmung ist, die sich überall nur auf Bewegung der Materie im Raume bezieht. Die Gewissheit, dass ausser uns irgendwo ein empfindendes und ein wollendes Subject ist, gründet sich stets nur auf einen Analogieschluss, in welchem die der Naturwissenschaft fremde Erwägung eingeht, dass uns das eigene Ich einerseits in der innern Anschauung als empfindendes und wollendes Wesen, andererseits in der äusseren Anschauung als Theil der mechanisch aufeinander wirkenden Körperwelt gegeben ist.

Der Physiologie als einer Wissenschaft der materiellen Natur sind die Begriffe Empfinden und Wollen mit allen ihren Modificationen, streng genommen, fremd, sie hat es nur zu thun mit mechanisch verursachten Bewegungsvorgängen. Gleichwohl ist es bei der Darstellung der Physiologie des Nervensystems für den Ausdruck eine grosse Erleichterung, wenn man sich zuweilen gleichsam auf den subjectiven Standpunkt des untersuchten Nervensystems selbst stellt und sich erlaubt, davon zu sprechen, dass unter diesen oder jenen Umständen das Subject eine so oder so beschaffene Empfindung hat, dass es diese oder jene Bewegung ausführen „will“.

Man muss sich dabei nur immer klar bewusst sein, dass man für den Augenblick den eigentlich naturwissenschaftlichen Standpunkt verlässt. So werden wir denn auch bei den nachfolgenden Erörterungen von dieser Freiheit Gebrauch machen. Ganz besonders wird dies in der Physiologie der Sinne geschehen müssen. Bei diesem Theile der Wissenschaft liegt gerade in einer subjectiven Betrachtungsweise das Hauptinteresse, denn wir beschäftigen uns mit ihm gerade hauptsächlich, um uns über die Verursachung unserer eigenen Empfindungen und ihrer Modificationen klar zu werden, viel weniger mit der Absicht, zu erfahren, wie in einem fremden Nervensystem die Erregungen von den einzelnen Fasern der Sinnesnerven aufgenommen und im Centrum weitergeleitet werden.

2. Capitel. Vom Rückenmark.

Das Rückenmark ist zunächst der Sammelplatz des weitaus grössten Theiles aller „peripherischen" Nervenfasern. Von ihm gehen einerseits die meisten „motorischen" Nervenfasern aus und es münden andererseits die meisten „sensiblen" Nervenfasern in das Rückenmark ein.

Alle in Muskelfasern endenden motorischen Nervenfasern verlassen das Rückenmark in den vorderen Wurzeln; alle von der sensiblen Peripherie ausgehenden Nervenfasern treten zum Rückenmark in den hinteren Wurzeln. Dieser anatomische Lehrsatz ist unter dem Namen des Bell'schen Gesetzes bekannt. Die Anzahl der sensiblen ist bedeutend grösser als die der motorischen Fasern. An jeder sensiblen Wurzel hängt kurz vor ihrem Eintritte ins Rückenmark ein Ganglion und ein mindestens grosser Theil der Fasern durchsetzt die Zellen desselben. Man schreibt diesem „Spinalganglion" einen Einfluss auf die Ernährung der sensiblen Nervenfasern zu. Durchschneidet man nämlich eine sensible Wurzel, so degeneriren die vom Ganglion getrennten Fasertheile schnell, die damit in Zusammenhang gebliebenen zunächst nicht. Es degenerirt also der centrale Stumpf der Wurzel, wenn der Schnitt zwischen Ganglion und Rückenmark, der peripherische wenn der Schnitt peripheriewärts vom Ganglion gemacht ist.

Peripherische Endpunkte sensibler Nervenfasern sind nicht blos in der äusseren Haut zu suchen, sondern auch tief im Innern des Körpers finden sich solche in den Scheiden der Nervenstämme und der Nervenorgane, namentlich auch in den Hüllen des Rückenmarkes. Von diesen sensiblen Nervenfasern gehen manche, für

welche dies der anatomisch kürzeste Weg ist, aus der hinteren Wurzel zunächst umbiegend in die vordere, in welcher sie nach der Rückenmarkoberfläche zurücklaufen, um hier ihr peripherisches Ende zu finden. Solchen Fasern verdanken die vorderen Rückenmarkswurzeln — wenigstens beim Hunde — die sogenannte „rückläufige Empfindlichkeit". Reizt man eine vordere Wurzel durch Kneifen, so giebt nämlich das Thier oft deutliche Schmerzenszeichen. Dass aber dieser Schmerz nicht etwa bedingt ist durch sensible Fasern, welche in den vorderen Wurzeln selbst das Rückenmark verlassen, geht daraus hervor, dass Reizung einer vom Rückenmark abgetrennten vorderen Wurzel auch Schmerz bewirkt, wenn sie nur mit der hinteren Wurzel noch in unversehrtem Zusammenhang steht. Dagegen ruft Reiz der vorderen Wurzel, die ihrerseits mit dem Rückenmark im Zusammenhange steht, keinen Schmerz mehr hervor, so wie die zugehörige hintere Wurzel vom Rückenmark getrennt ist.

Die Erregungen, welche durch die hinteren Wurzeln ins Rückenmark gelangen, können in demselben auf die motorischen Wurzeln übertragen werden; man nennt diese Erscheinung im Allgemeinen Reflex und die so ausgelösten Bewegungen „Reflexbewegungen". Es kann möglicherweise von jeder sensiblen Faser die Erregung im Rückenmark auf jede motorische übertragen werden. Dieser Satz ist leicht zu beweisen an einem mit Strychnin vergifteten Thiere, dem man das Rückenmark vom Hirn getrennt hat. Ein Reiz, der irgend eine im Rückenmark mündende sensible Nervenfaser trifft, löst hier tetanische Zusammenziehungen sämmtlicher Skeletmuskeln aus. Wenn der Satz, dass der Erregungsvorgang nie von einem nervösen Elemente auf ein davon getrenntes Nervenelement überspringen, dass vielmehr Erregungsleitung nur in der Continuität von Nervenelementen stattfinden könne, allgemein giltig ist, dann beweist die Allgemeinheit der Strychninkrämpfe zugleich einen anatomischen Sachverhalt, dass nämlich schon im Rückenmark jede sensible Faser mit jeder motorischen in continuirlicher Verbindung steht. Nach dem heutigen Stande der Anatomie müssen wir uns diesen stetigen Zusammenhang durch die Zellen der grauen Substanz vermittelt denken welche zum Theil durch Fasern der weissen Substanz verbunden sind.

Im normalen Zustande des Thieres, dessen Hirn vom Rückenmark getrennt ist, kommt Reflex in der Regel nur durch eine einigermassen andauernde Reizung zu Stande. Ein einzelner elektrischer Schlag bewirkt meist keinen Reflex. Die Fortpflanzung der Erregung beschränkt sich im normalen Rückenmarke gewöhnlich nur auf einzelne Gruppen von motorischen Fasern; es entsteht eben in der Regel eine geordnete Bewegung, die gemeiniglich zu dem Erfolge, den Reiz von der

Peripherie zu entfernen, geeignet erscheint, eine „Abwehrbewegung“. Im normalen Zustande müssen also auf vielen von den Wegen, welche vermöge der anatomischen Bedingungen der Reiz wohl betreten könnte, besondere Hemmnisse liegen, welche das Strychnin wegräumt.

Dass überhaupt hemmende Apparate für die Uebertragung der sensiblen Eindrücke auf die motorischen Fasern im Rückenmarke vorhanden sind, und dass die Wirkung dieser hemmenden Apparate verstärkt werden kann durch Erregungen, welche den Rückenmarkzellen auf anderen Wegen zufliessen, kann experimentell erwiesen werden. Man nehme einem Frosche die Grosshirnhemisphären weg, er reagirt alsdann auf Hautreize mit regelmässigen Reflexen, wie ein ganz geköpfter Frosch. Er zieht z. B. die senkrecht herabhängende Pfote regelmässig in die Höhe, wenn man sie in ganz verdünnte Schwefelsäure eintaucht, und zwar für eine bestimmte Verdünnung nach Verlauf einer ziemlich constanten Anzahl von Secunden, z. B. nach 5—7 Secunden. Wenn man jetzt in den *lobi optici* des Hirns einen Reiz anbringt, sei es durch einen blossen Schnitt oder durch Auflegen eines kleinen Kochsalzstückchens auf die Schnittfläche, dann hebt der Frosch die Pfote viel später oder gar nicht aus der gleichen Schwefelsäuremischung. Dass diese Verzögerung der Reflexe durch Reizung der *lobi optici* auf Hemmung im Rückenmark und nicht etwa auf Lähmung der Reflexmechanismen beruht, lässt sich experimentell darthun. Durchschneidet man nämlich hernach das Rückenmark in der Höhe des *calamus scriptorius* und trennt somit die *lobi optici* von demselben, so zeigt sich wieder die ursprüngliche Promptheit zu Reflexen, oft eine noch grössere. Wahrscheinlich treten auch mit den sensiblen Nervenfasern zusammen noch andere Hemmungsfasern in das Rückenmark ein, die aber durch die gewöhnlichen schwächeren Hautreize nicht erregt werden. Hierauf deutet die merkwürdige Thatsache, dass bei starker elektrischer Reizung der sensiblen Hautnervenstämmchen meist nicht die bekannten ausgebreiteten und geordneten Reflexbewegungen zu Stande kommen, wie bei mechanischer oder chemischer Reizung der Haut selbst, sondern nur tetanische Zusammenziehungen einzelner Muskeln, und zwar solcher, deren motorische Nervenfasern gerade aus dem Theile des Rückenmarkes entspringen, wo das gereizte sensible Stämmchen einmündet.

Ausser den Bahnen, welche zur Verknüpfung verschiedener Zellen des Rückenmarkes selbst dienen, liegen in diesem Organe sicher auch Bahnen, die ziemlich direct die eintretenden sensiblen Nervenfasern mit den Hirntheilen verknüpfen, welche die materiellen Substrate der

klar bewussten Empfindung sind, und Bahnen, welche von den Sitzen der bewussten Willensimpulse ziemlich direct zu den motorischen Nervenfasern führen. Es wäre nicht zu verstehen, wie die Reizung einer beschränkten Hautstelle zu einer genau localisirten Empfindung führte, wenn die Erregung nur durch das labyrinthische Zellennetz des Markes zum Hirn aufsteigen könnte, und ebenso würde die Herrschaft der Willkür über einzelne Muskeln unter jener Annahme nicht begreiflich sein. Diese directen Verbindungsfasern, welche ohne Unterbrechung durch Ganglienzellen ins Hirn aufsteigen, werden wir natürlich in den weissen Strängen des Rückenmarkes zu suchen haben, und man wird auch erwarten dürfen, dass sie von den langen Reflexbahnen im Ganzen abgesondert verlaufen. Wenn man sich fragt, welche Stränge die zum Hirn gehenden Bahnen und welche andererseits die langen Reflexbahnen muthmasslich enthalten, so kann schon eine gröblich anatomische Betrachtung einen Fingerzeig geben. Ein Rückenmarkstrang, welcher vorwiegend directe Bahnen zum Hirn führt, muss offenbar von unten nach oben an Dicke zunehmen, denn mit jedem neuen Eintritt peripherischer Nervenwurzeln wird ein solcher Strang neue Elemente aufnehmen, ohne dass er Elemente je verlieren kann, da sie ja alle bis ins Hirn laufen sollen. Ein Strang dagegen, welcher vorzugsweise Reflexbahnen führt, braucht nicht stetig von unten nach oben dicker zu werden, da ja in jeder Höhe ebenso viele oder noch mehr Elemente wieder in Zellen des Markes enden können, als er neu aufnimmt.

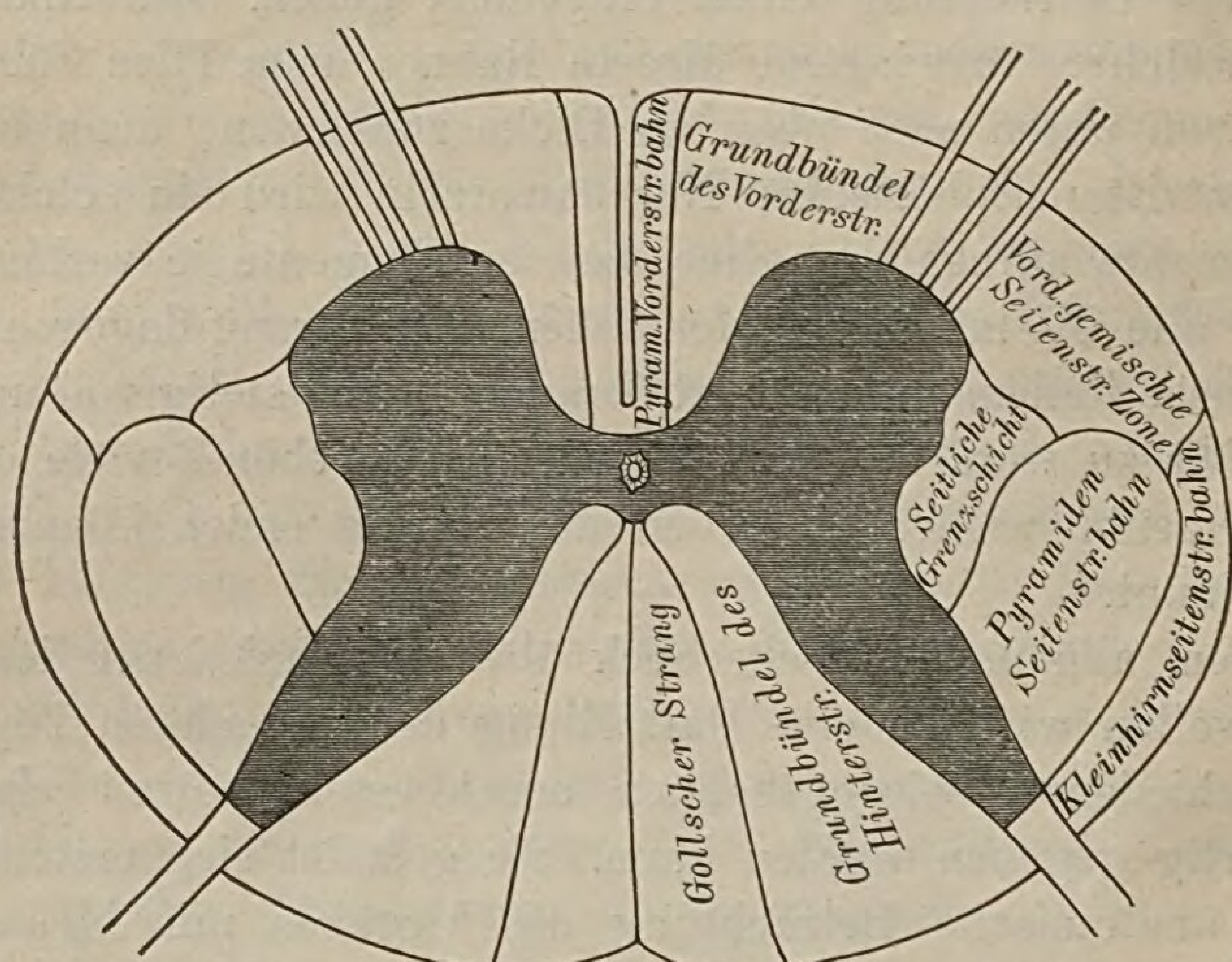
Diesem allgemeinen Ueberblick über die Funktionen des Rückenmarkes wollen wir nun eine Darstellung der besonderen Topographie der verschiedenen Leitungsbahnen anschliessen, soweit eine solche gegenwärtig gegeben werden kann. Sie gründet sich erstens auf die einfache anatomische Betrachtung des Organes mit blossem Auge und mit dem Mikroskope, zweitens auf entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen welche zeigen, dass verschiedene Fasersysteme zu verschiedenen Zeiten ihre Markscheiden erhalten, drittens auf Beobachtung der nach Durchschneidungen auftretenden Degenerationen, indem man annimmt, dass ein Faserzug, dessen Durchschneidung Degeneration des unteren Theiles zur Folge hat, absteigend leitet und umgekehrt, endlich auf die physiologischen Wirkungen von Durchschneidung und Reizung bestimmter Stellen.

Schon dem blossen Auge stellt sich das Rückenmark als aus zwei Substanzen zusammengesetzt dar — der weissen und der grauen. Die weisse, den Mantel bildende Substanz besteht wesentlich aus senkrecht verlaufenden markhaltigen Nervenfasern und ist nur sehr spärlich mit Blutgefässen versehen. Die im Innern gelegene graue

Substanz besteht wesentlich aus Ganglienzellen und den Ausläufern derselben, die ein verwickeltes Gewirre von feinsten Fäserchen darstellen. Hie und da ist die graue Substanz auch von markhaltigen Fasern durchzogen. Sehr reichlich ist sie mit Blutgefässen versehen. Die Kittsubstanz, in welche die nervösen Elemente der grauen Substanz eingebettet sind, wird als *Neuroglia* — Nervenkitt — bezeichnet.

Fig. 12 zeigt die aus der descriptiven Anatomie bekannte Querschnittsfigur des Rückenmarkes (in der Halsgegend), die graue Substanz ist schwarz angelegt. Man sieht darauf den Centralkanal und die beiden Längsfissuren angedeutet. In den Strängen der weissen Substanz haben die neueren Untersuchungen verschiedene Abtheilungen unterscheiden gelehrt. Die der vorderen Längsspalte unmittelbar anliegen-

Fig. 12.



den Theile der Vorderstränge (Fig. 12), Pyramidenvorderstrangbahnen genannt, führen Fasern, welche vom Hirn herabkommend ununterbrochen zu bestimmten Punkten der grauen Substanz des Rückenmarkes verlaufen. Sie nehmen daher stetig an Mächtigkeit von oben nach unten ab. Jede Faser dieser Bündel tritt kurz vor ihrem Ende im Rückenmarke auf die andere Seite über; durch diese Kreuzung von Fasern ist die sogenannte weisse Commissur im Grunde der vorderen Längsspalte gebildet. Die Fasern dieser Bündel sind absteigender Leitung bestimmt.

Der nach aussen von diesen Bündeln liegende Theil der Vorderstränge (Fig. 12), „Vorderstranggrundbündel" genannt, zeigt keine

regelmässig stetige Abnahme der Dicke von oben nach unten. Er enthält also vermuthlich Fasern, die nicht vom Hirn ausgehen, sondern zur Verknüpfung je zweier Punkte des Rückenmarkes dienen, so dass in jeder Höhe Fasern ein und austreten können. Die Leitung in ihnen wird wohl wesentlich absteigend sein. Aehnlich verhalten sich die nächst angrenzenden Theile der Seitenstränge (Fig. 12), die „vordere gemischte Seitenstrangzone“, sie ist von den Vorderstranggrundbündeln überhaupt nur sehr unvollkommen durch die Austritte der vorderen Wurzelbündel getrennt. Es liegen hier wahrscheinlich theils auf- theils abwärts leitende Fasern, die verschiedene Höhen des Rückenmarkes untereinander verknüpfen. Der noch übrige Theil des Seitenstranges zeigt regelmässige Dickenabnahme von oben nach unten und enthält also wieder Bahnen, welche directe Verknüpfung der verschiedenen Höhen des Rückenmarkes mit dem Hirn herstellen. In diesem Theil der Seitenstränge lassen sich drei Unterabtheilungen durch Degenerationsbeobachtungen unterscheiden, erstens die „Pyramidenseitenstrangbahnen“ (Fig. 12). Ihre Fasern dienen nachgewiesenermaassen directer centrifugaler absteigender Leitung von den Grosshirnhemisphären zu den verschiedenen motorischen Centralstellen des Rückenmarkes. Sie dienen also derselben Funktion wie die Pyramidenvorderstrangbahn. Das Verhältniss der Mächtigkeit dieser beiden Bahnen unterliegt individuellen Schwankungen, sind die Pyramidenseitenstrangbahnen sehr mächtig, so sind die Pyramidenvorderstrangbahnen weniger mächtig und umgekehrt. Die Pyramidenseitenstrangbahnen erleiden in den Pyramiden des verlängerten Markes eine totale Kreuzung. Die Pyramidenvorderstrangbahnen kreuzen sich im verlängerten Marke nicht, sondern treten erst unten im Rückenmarke, wie oben bemerkt, zur andern Seite über. Es treten also sämmtliche directen Leitungsbahnen von den Grosshirnhemisphären zu den motorischen Rückenmarkstellen irgendwo auf die andere Seite.

Die zweite Unterabtheilung des in Rede stehenden Seitenstrangtheiles sind die „Kleinhirnseitenstrangbahnen“ (Fig. 12), sie führen aufsteigend leitende Fasern zum Kleinhirn. Die dritte Unterabtheilung bilden die „seitliche Grenzschicht“ der grauen Substanz (Fig. 12), deren Verknüpfungen noch nicht aufgeklärt sind.

In den Hintersträngen unterscheidet man 2 Theile: die Grundbündel oder Burdachschen Stränge (Fig. 12), die von unten nach oben nicht stetig zunehmen, die also wohl wesentlich der Verknüpfung verschiedener Höhen des Rückenmarkes vermuthlich mit aufsteigender Leitung dienen. Zweitens die zarten oder Goll'schen Stränge (Fig. 12), die von unten nach oben stetig an Dicke zunehmen. Sie leiten aufsteigend

direct zum Hirn, in welchem Theile dieses Organes sie enden, ist nicht genau bekannt.

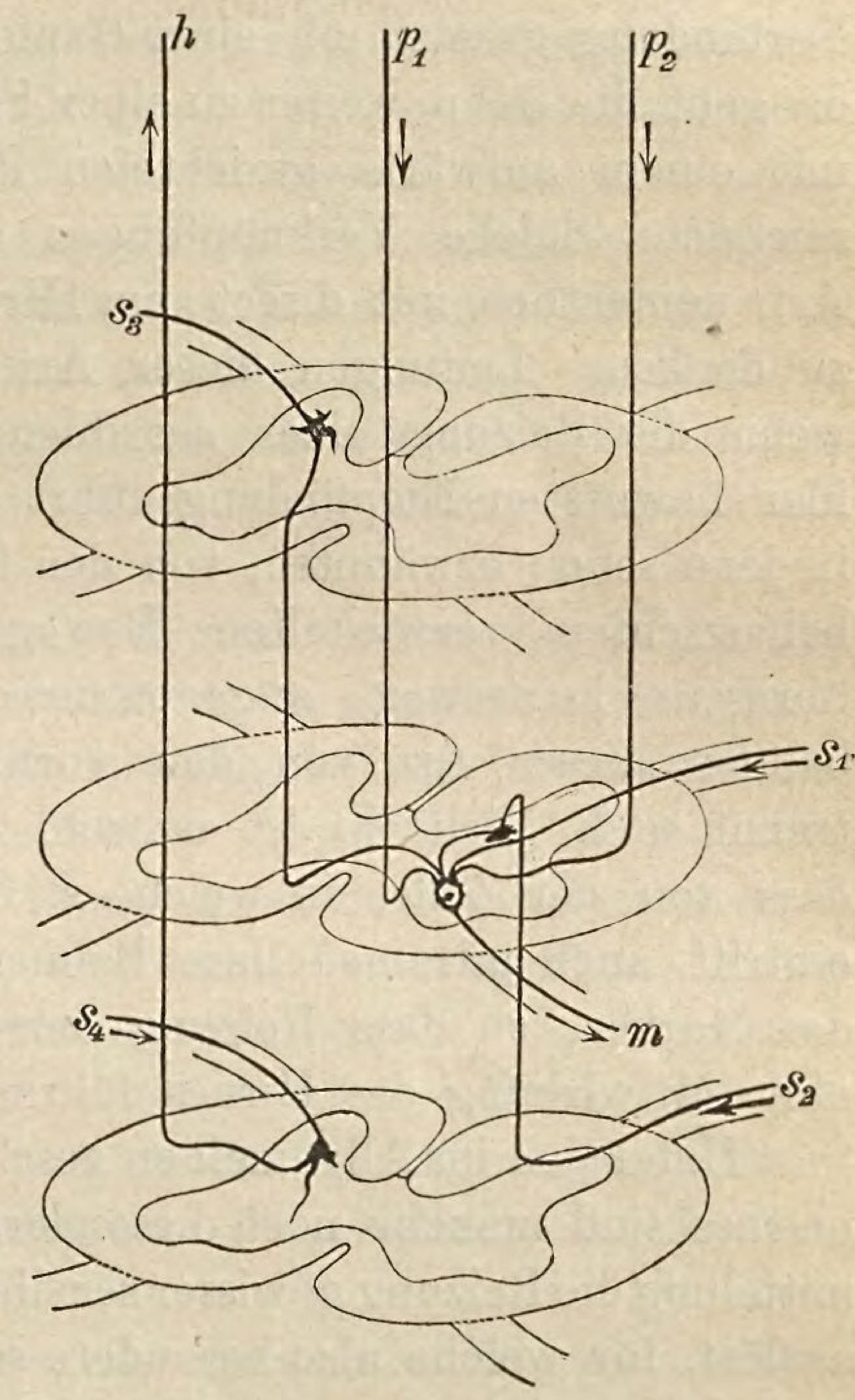
Der Zusammenhang der vorderen Wurzelfasern der peripheren Nerven mit den Elementen des Rückenmarkes ist sehr einfach. Es geht nämlich jede solche Faser kurzer Hand in den „Axencylinderfortsatz“ einer grossen Ganglienzelle der Vorderhörner über. So nennt man den einen ausgezeichneten, meist unverzweigt bleibenden Ausläufer der Zelle, welcher zum Abfluss der Erregung von der Zelle bestimmt ist. Die übrigen Ausläufer der Zelle, ihre sogenannten Protoplasmafortsätze, zerfasern sich alsbald in zahlreiche Verzweigungen. Diese Fortsätze dienen wahrscheinlich sämmtlich dem Zuflusse von Erregung zur Zelle.

Mannigfaltiger sind die Verknüpfungen der Fasern der hinteren, sensiblen Wurzeln. Ein grosser Theil derselben scheint sich, in das Hinterhorn der grauen Substanz eingetreten, pinselartig in feine Fäserchen zu verzweigen, so dass eine Primitivfaser der peripheren Wurzel mit verschiedenen Zellen des Rückenmarkes verbunden ist. Vielleicht gehen die einen der Fäserchen in Zellen der Hinterhörner namentlich die der Clarke'schen Säulen, andere direct in Zellen der Vorderhörner und zwar theils auf derselben theils auf der anderen Seite des Markes. Sie bilden wohl wesentlich die sogenannte graue Commissur hinter dem Centralkanal. Ein anderer Theil der hinteren Wurzelfasern geht zunächst an der grauen Substanz vorüber und schliesst sich aufwärts oder abwärts biegend den Hintersträngen an, um hier eine Strecke weit auf- oder absteigend zu verlaufen, dann aber höchstwahrscheinlich doch in der grauen Substanz in Zellen auszumünden, denn es ist höchst unwahrscheinlich, dass irgend welche sensiblen Fasern, ohne Ganglienzellen zu passiren, zum Hirn aufsteigen (vergl. S. 125).

Auf Grund der vorstehenden Beschreibung gewinnen wir folgende Anschauung von den Funktionen des Rückenmarkes. Jede centrifugale peripherische Nervenfaser geht von einer Zelle der Vorderhörner aus und kann nur von ihr aus erregt werden. In diese Zelle aber kann auf den Wegen ihrer reich verzweigten Protoplasmafortsätze von sehr vielen verschiedenen Stellen her die Erregung eintreten. In der Fig. 13 sind die Haupttypen der Zuleitungswege zu den motorischen Centralstellen durch Beispiele vergegenwärtigt. Die Figur stellt 3 Querschnitte durch das Mark in verschiedenen Höhen perspectivisch dar. Auf jedem ist die Umfangslinie der grauen Substanz angedeutet, sowie der Abgang von vorderen und hinteren Nervenwurzeln. Auf der mittleren Querschnittsfigur sieht man im Vorderhorn der grauen Substanz eine (übertrieben gross gezeichnete) Ganglienzelle, von welcher die motorische Wurzelfaser *m* ausgeht.

Zu dieser Ganglienzelle lassen sich nun in der Zeichnung verschiedene Wege verfolgen. Erstens geht ein Weg von der sensiblen Faser s_1 ganz direct zur Zelle. Dies wäre die Leitungsbahn für den unmittelbarsten Reflex von einer Hautstelle auf den nächstbenachbarten Muskel. Ein zweiter Weg führt von der sensiblen Faser s_2 zunächst im Hinterstrang der gleichen Seite aufwärts und dann durch eine Faser des Netzwerkes der grauen Substanz (mit hypothetischer Einlagerung einer Zelle des Hinterhorns) zur motorischen Zelle. Wege dieser Art hat man sich mehr als einen vorzustellen von derselben und von der entgegengesetzten Seite des Markes her. Ein dritter Weg führt von der sensiblen Faser s_3 durch eine Zelle des Hinterhornes und eine Faser der Grundbündel des Vorderstranges zur motorischen Zelle. Auch von dieser Art hat man sich viele Wege von beiden Seiten des Markes zu derselben motorischen Zelle zu denken. Diese zweite und dritte Art von intramedullaren Leitungsbahnen sind es, auf welchen die motorische Nervenfaser m resp. der davon abhängige Muskel betheiligt werden kann an verschiedenen Reflexen, welche ausgelöst werden von Hautstellen, die ihre Nerven tiefer unten oder höher oben aus dem Rückenmarke beziehen, als wo die Faser m austritt. Endlich gehen noch Leitungsbahnen zur gedachten Zelle in den Strängen des Markes, welche direct vom Hirn zu den motorischen Stellen des Rückenmarkes herabsteigen. Es sind zwei solche Bahnen als Beispiele unter p_1 und p_2 gezeichnet. Sie entspringen wahrscheinlich in verschiedenen Theilen des Hirns (einschliesslich des verlängerten Markes). Sie werden in Anspruch genommen, wenn der von m abhängige Muskel sich betheiligt, an einer jener grösseren Bewegungscombination — wie Gehen, Springen, Greifen, Athmen etc. — die von den Coordinationscentren des Kleinhirnes, Mittelhirnes und verlängerten Markes aus beherrscht werden. Ganz besonders ausgezeichnet und genauer bekannt sind unter diesen

Fig. 13.



Bahnen diejenigen, welche von den später zu beschreibenden sogenannten motorischen Feldern der Grosshirnrinde ausgehen, die sich zum Theil in den Pyramiden kreuzen und dann in den Pyramidenseitenstrangbahnen herablaufen, theils ungekreuzt in den Pyramidenvorderstrangbahnen verlaufen. Diese besonderen Bahnen werden unzweifelhaft in Anspruch genommen, wenn der von *m* abhängige Muskel zu einer ganz im Einzelnen mit vollkommen klarem Bewusstsein gewollten Bewegung verwendet wird.

In der Figur ist noch isolirt für sich ein Beispiel der sensiblen Leitung zum Hirn angedeutet. Die sensible Faser s_4 nämlich ist in Verbindung gesetzt mit einer Ganglienzelle des Hinterhorns und von da geht die Bahn weiter zu einer Faser der Kleinhirnseitenstrangbahn mit einem aufwärts gerichteten Pfeil und dem Buchstaben *h* bezeichnet. Solche Verknüpfungen sind aber auch noch in anderer Art, namentlich mit direct zum Hirn aufsteigenden Hinterstrangfasern zu denken. Leitungen dieser Art werden in Anspruch genommen, wenn die Reizung einer sensiblen Nervenfaser zu einer deutlichen, klar bewussten Empfindung führt und wenn diese Reizung eingreift in jene schon erwähnten, von den Centren des Mittel- und Kleinhirns beherrschten verwickelten Bewegungscombinationen. Es braucht übrigens keineswegs angenommen zu werden, dass die Leitungsbahnen dieser Art von den vorhin beschriebenen vollständig getrennt sind. Vielmehr ist es wohl möglich und sogar wahrscheinlich, dass von der Zelle, in welche z. B. die sensible Faser s_4 zunächst eintritt, auch intramedullare Bahnen ausgehen zu motorischen Zellen des Markes, so dass Reizung derselben Faser s_4 auch zu Reflexen ohne Mitwirkung des Hirnes führen kann.

Unter den im Allgemeinen geschilderten Reflexbahnen des Rückenmarkes sind manche noch besonders ausgezeichnet, durch deren Vermittelung die Reizung gewisser sensiblen Nerven coordinirte Bewegungen auslöst, für welche also besondere sogenannte Coordinationscentra vorhanden sein müssen; dahin gehören die Centra für Koth- und Harnentleerung, für geschlechtliche Verrichtungen, insbesondere den Geburtsact, ferner die nächsten Centra für Schweisssecretion und Gefässtonus. Es wird hierüber noch näher in anderen Abschnitten zu handeln sein.

Nur noch eine besondere Art des Reflexes mag hier eingehend besprochen werden, der sogenannte „Sehnenreflex“. Er zeigt sich am leichtesten an den Streckern des Kniegelenkes in folgender Weise. Man legt in sitzender Stellung das eine Bein über das andere, so dass sein Unterschenkel frei schwebend herabhängt. Uebt man nun mit einem schmalen harten Körper, z. B. mit der Kleinfingerseite der Hand, einen kurzen Schlag gegen das

ligamentum patellae aus, so schnellt der herabhängende Unterschenkel momentan etwas in die Höhe. Manche Autoren haben in dieser Erscheinung eine directe Reizung des *musculus quadriceps femoris* durch plötzliche Dehnung desselben sehen wollen. Es ist aber kein Zweifel, dass wir es dabei mit einem Reflex zu thun haben, der Schlag reizt sensible Nervenenden in der Sehne und die Erregung geht im Rückenmarke auf den motorischen Nerven der Kniestrecker über. Der sicherste Beweis für die Reflexnatur der Erscheinung liegt darin, dass ihre Stärke durch unmittelbar vorhergehende Sinneseindrücke beeinflusst werden kann. Ueberdies kann der kurze Schlag auf das Kniescheibenband gar keine Zerrung des Streckmuskels bewirken und wenn er es könnte, so wäre doch diese Zerrung kein Muskelreiz (siehe S. 24). Wahrscheinlich wird dieser Reflex durch die allerunmittelbarste Verbindung zwischen sensiblen und motorischen Nerven vermittelt (siehe S. 121 s_1—m). Besonders bemerkenswerth ist noch an diesem Reflexe, dass er aus einer einfachen Zuckung zu bestehen scheint, während sonst die Reflexbewegungen wie die willkürlichen Bewegungen durch tetanische Zusammenziehungen der Muskeln bewirkt werden.

Die Zeit, welche zwischen einem Reflex auslösenden Reize und der Muskelzusammenziehung verstreicht, ist um mindestens etwa 0,05″ länger als sie sein würde wenn der motorische Nerv die unmittelbare Fortsetzung des gereizten sensiblen wäre. Diese Verzögerung wird also durch die Uebertragung der Erregung in den Ganglienzellen in Anspruch genommen. Sie ist grösser, wenn der betheiligte Muskel seine Nerven aus einem anderen Markniveau bezieht, als in welches der sensible Nerv eintritt. Am grössten, wenn der Muskel auf der anderen Körperseite liegt als die gereizte Stelle. Dies deutet darauf, dass in letzteren Fällen die Leitungsbahn des Reflexes durch mehr als eine Zelle hindurchgeht.

Eine für die Reflexfunktionen des Rückenmarkes sehr zweckmässige anatomische Einrichtung besteht darin, dass im Allgemeinen jeder Muskel aus verschiedenen Höhen des Rückenmarkes, also durch verschiedene Wurzeln motorische Fasern bezieht. Es wird nämlich dadurch der bestimmte Muskel im Centrum gleichsam der Nachbar von verschiedenen andern und kann sich daher leicht an verschienen Bewegungs-Coordinationen betheiligen resp. von verschiedenen sensiblen Nerven aus ziemlich direct erregt werden. Es innervirt aber nicht jede motorische Wurzel, die einem Muskel Elemente giebt, alle Fasern desselben. Dies ist erwiesen durch Versuche über die Spannung, welche der Muskel bei gehinderter Verkürzung erreicht, wenn man eine oder alle Wurzeln reizt, welche den Muskel versorgen. Diese

Spannung ist nämlich grösser, wenn alle gereizt werden, als wenn nur eine gereizt wird. Durch Versuche über Verkürzung des Muskels bei konstanter Spannung kann der in Rede stehende Satz natürlich nicht bewiesen werden, da diese Verkürzung ziemlich ebenso gross ist, wenn nur ein Theil der Muskelfasern, als wenn alle sich zusammenziehen.

Man würde sehr irren, wenn man meinte, die beschriebenen Reflexapparate des Rückenmarkes funktionirten nur in den verhältnissmässig seltenen Fällen, wo man eine Bewegung auf sensible Reize ohne Mitwirkung des Hirns erfolgen sieht, wie z. B. wenn ein Schlafender einen gekitzelten Fuss zurückzieht. Jene Reflexapparate greifen vielmehr unzweifelhaft fortwährend regulirend ein in die Bewegungen unserer Glieder, die wir willkürliche nennen und die vom Hirn aus ursprünglich eingeleitet werden, z. B. beim Gehen. Der Beweis dafür liegt namentlich darin, dass diese Bewegungen einen anderen, den sogenannten „ataktischen" Charakter annehmen, wenn durch Krankheiten des Rückenmarkes die Funktion der Reflexapparate gestört ist, obwohl die Verknüpfung des Hirns mit allen motorischen Nerven wohl erhalten ist.

Am Rückenmarke des Kaninchens lässt sich die weiter oben (siehe S. 104) aufgestellte Behauptung über die Lebhaftigkeit der chemischen Processe in den Ganglienzellen durch einen sehr einfachen und lehrreichen Versuch beweisen, der unter dem Namen des „Stenson'schen" Versuches bekannt ist. Der untere Theil des Kaninchenrückenmarkes bezieht nämlich sein arterielles Blut von Aortenästen, welche unterhalb des Zwerchfelles entspringen. Wenn man also die Aorta bei ihrem Durchtritte durch das Zwerchfell zusammendrückt, was ohne alle Verletzung des Thieres durch die Bauchdecken geschehen kann, so ist dem hinteren Theile des Markes die Blutzufuhr abgeschnitten. Führt man diese Compression wirklich aus, so sind schon nach weniger als einer Minute die hinteren Extremitäten der Willkür entzogen und unempfindlich, so dass selbst starke Reizung der sensiblen Nervenstämme keine Schmerzempfindung hervorruft. Dass diese Vernichtung der Empfindlichkeit nur auf die Unterbrechung der Leitung im Rückenmarke bezogen werden kann, ist selbstverständlich. Die Unmöglichkeit willkürlicher Bewegung aber könnte man dahin deuten, dass die Muskeln der hinteren Gliedmassen, denen ja die Aortencompression auch die Blutzufuhr abschneidet, ihrer Reizbarkeit beraubt würden. Diese Erklärung, welche in früherer Zeit dem Versuche in der That gegeben wurde, ist aber durch die einfache Thatsache widerlegt, dass die Muskeln auf directe Reizung und auf Reizung ihrer Nervenstämme noch kräftig reagiren. Um die Muskeln unerregbar zu machen — zu ersticken — bedarf

es einer viel länger andauernden Entziehung der Blutzufuhr. Da andererseits Nervenfasern noch länger die Blutzufuhr entbehren können, so kann der Erfolg nur auf der Lähmung der Ganglienzelle des Markes beruhen. Es liegt daher im „Stenson'schen" Versuch gleichzeitig noch einer der besten Beweise für den ebenfalls weiter oben schon als wahrscheinlich hingestellten Satz, dass keine Nervenfaser, weder sensible noch motorische, das Rückenmark blos passirt, sondern dass sie alle hier zunächst in Zellen einmünden, von denen die weitere Leitung ausgeht.

3. Capitel. Vom Hirn.

Das Hirn — wie es anatomisch nur die Fortsetzung des Rückenmarkes darstellt — unterscheidet sich auch in seinen Functionen nicht wesentlich von demselben. Es wiederholt sich im Hirn immer nur wieder derselbe Process, der schon im Rückenmarke vorkommt, dass der Erregungszustand unter Vermittelung der Ganglienzellen von einer Nervenfaser auf die andere übertragen wird. Kommt Erregung von verschiedenen Seiten in dieselbe Ganglienzelle, so können noch besondere Erscheinungen auftreten, worunter namentlich die Erscheinung der Hemmung einer Erregung durch eine andere bemerkenswerth ist, welche uns ebenfalls schon im Rückenmark begegnete.

Der einzige Unterschied zwischen dem Hirn und Rückenmark besteht darin, dass die Bahnen und ihre Zusammenhänge, auf welchen die Erregung geleitet werden und eine der andern begegnen kann, dort noch unendlich viel mannigfaltiger sind als hier. Von der ungeheuren Verwickelung der Leitungsbahnen im Hirn bekommt man eine Vorstellung, wenn man bedenkt, dass nach einer gewiss nicht übertriebenen Schätzung allein in der Grosshirnrinde des Menschen über 2,000,000,000 Ganglienzellen liegen. Die meisten Erregungen, welche von der Peripherie zum Hirn kommen, haben zuvor das Rückenmark durchsetzt und ebenso durchsetzen dasselbe die meisten Erregungen, welche vom Hirn zu den Muskelnerven gehen. Es werden dabei die vorhin beschriebenen Bahnen der Längsleitung im Rückenmarke benutzt. Einige von der Peripherie zuleitenden Nervenbahnen treten aber auch ohne Vermittelung des Rückenmarkes direct ins Hirn ein, namentlich die vier höheren Sinnesnerven: der Geruchs-, Gesichts-, Gehörs- und Geschmacksnerv. Gerade dieser Umstand dürfte es wohl sein, welcher den durch das Hirn vermittelten Reflexen ihren eigenthümlichen Charakter giebt, wegen dessen man

sie als sogenannte willkürliche Bewegung von den allgemein sogenannten Reflexen des Rückenmarkes unterscheidet. Die Reflexe, welche vom Rückenmark allein abhängen, beziehen sich immer auf Objecte, welche mit der Haut in Berührung stehen, weil sie eben nur durch Reizung der sensiblen Hautnerven verursacht sein können. Die vom Hirn ausgehenden Reflexbewegungen sind dagegen viel verwickelter und beziehen sich oft auf weit entfernte Objecte, von welchen eben die höheren Sinne erregt werden können. Daher rührt es, dass die Ursachen dieser letzteren Art von Reflexen eines beobachteten thierischen Individuums nicht so auf der Hand liegen und die von ihnen verursachten Bewegungen den Eindruck spontaner Bewegungen machen.

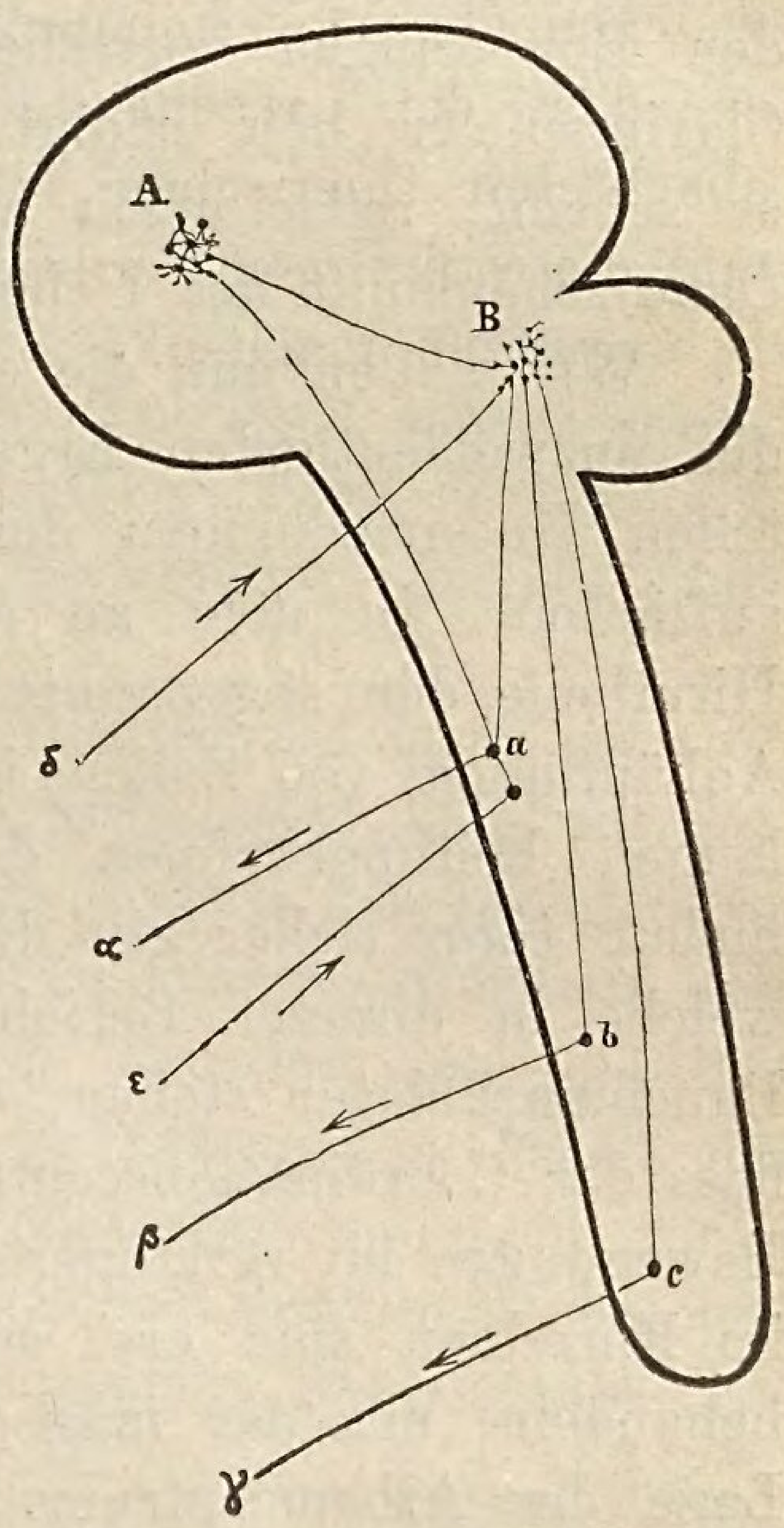
Von der Anordnung der Leitungsbahnen im Hirn, von den Orten ihrer Verknüpfung, wo Reflex und Hemmung des Reflexes stattfinden, haben wir im Einzelnen nur sehr wenig Kenntniss. Es giebt auch fast immer viele Bahnen zur Verbindung derselben Organe, und es können sich diese Bahnen oft vertreten. Etwas Aehnliches war schon bei der grauen Substanz des Rückenmarkes zu sehen, im Hirn zeigt sich dies in noch höherem Maasse. Daher kommt es, dass mancher Hirntheil krankhaft entarten kann, ohne dass irgend eine Function darunter leidet. Offenbar vermitteln alsdann vicarirend andere Theile die Leitungen, welche im unversehrten Thiere durch den entarteten Theil vermittelt wurden. Manche Hirntheile sind freilich unersetzlich.

Man kann sich diesen Vorgang nicht besser anschaulich machen als durch die Analogie mit dem Telegraphennetze eines Landes, dessen Drähte den Leitungsbahnen, dessen Stationen den Ganglienzellen zu vergleichen sind. Wäre z. B. die directe Linie zwischen A und B unterbrochen, so würde der Telegraphist in A bald merken, dass bei der gewohnten Art, seine Befehle nach B zu senden, denselben nicht mehr Folge geleistet würde. Nun würde er den Befehl vielleicht über C oder über D zusenden und sich allmählich daran gewöhnen. Ja es könnten sogar an einer dieser Zwischenstationen die Drähte unmittelbar verknüpft werden, so dass ein Umtelegraphiren gar nicht mehr erforderlich wäre. Das würde der allmählichen Einübung einer neuen Leitungsbahn entsprechen, die ebenso prompt vermittelte wie die ursprüngliche directe.

Das nachfolgende Schema Fig. 14 kann dazu dienen, von dieser Mannigfaltigkeit der Leistungen des Nervensystems eine Vorstellung zu geben. B ist eine Ganglienzellengruppe des Hirns, von welcher Leitungsbahnen zu einer Anzahl motorischer Nervenfasern $a\ \alpha$, $b\ \beta$, $c\ \gamma$ führen, die vielleicht weit auseinander liegen. Man denke etwa an

die verschiedenen Nerven (*phrenicus*, *intercostales* etc.), deren Erregung zu einem tiefen Athemzuge gehört. Dann wird, sowie in die Gruppe *B* ein starker Erregungsanstoss irgendwie eindringt, ein bestimmter Complex von Bewegungen ausgelöst werden, man wird also eine solche Gruppe ein „Coordinationscentrum“ (siehe S. 122) nennen, und man muss sich denken, dass solcher Centra unzählige im Hirn vorhanden sind. Der Erregungsanstoss kann aber in die Gruppe *B* auf verschiedene Art eintreten. Einmal nämlich durch eine mit *B* direct verknüpfte sensible Nervenfaser δ *B*. Geschieht dies, dann erscheint der in Rede stehende Bewegungscomplex als eine Reflexbewegung (was bei einer Inspiration z. B. der Fall ist, wenn die Brust mit kaltem Wasser besprengt wird). Dann kann aber der Anstoss nach *B* kommen durch Verbindungsfasern mit dem Centrum der Willkür *A*. Wenn dies geschieht, so erscheint der Bewegungscomplex als „willkürlich“ ausgeführt. Man kann nun aber bekanntlich die Muskeln, welche an dem Bewegungscomplex betheiligt sind, auch einzeln willkürlich bewegen. Dazu ist erforderlich, dass vom Centrum der Willkür auch directe Bahnen mit Umgehung von *B* zu den motorischen Fasern *a b c* führen. Eine solche ist im Schema in der Verbindungslinie *A a* angedeutet. Endlich kann jeder der Muskeln auch einzeln reflectorisch erregt werden, ohne Vermittellung des Hirns; das geschieht auf Wegen, die wir schon im Rückenmark kennen gelernt haben; ein solcher ist im Schema angedeutet in der sensiblen Faser ε, die mit der motorischen Faser *a* α in der grauen Substanz des Markes zusammenhängt.

Fig. 14.



Wenn man sich dies Schema unzählige Male wiederholt denkt mit allen möglichen Combinationen der verschiedenen motorischen Nerven, und alle diese Schemata ineinander verflochten denkt, dann hat man eine ungefähre Idee vom Bauplane des Nervencentralorganes.

Es ist noch die merkwürdige und nicht erklärbare Thatsache hervorzuheben, dass auch im Hirn Coordinationscentra höherer Ordnung im Verlaufe des individuellen Lebens durch Uebung geschaffen

werden können. Wenn man nämlich eine Reihe von Bewegungen sehr häufig willkürlich ausführt, dann läuft dieselbe hernach auf einen einzigen Anstoss ab, ohne dass die späteren Glieder der Reihe noch besonderer Intentionen bedürften. Vielleicht kann es sogar dahin gebracht werden, dass dieser Anstoss gar nicht mehr vom Sitze des bewussten Willens auszugehen braucht, sondern von sensiblen Nerven direct den Zellengruppen zugeführt werden kann, die den Bewegungen vorstehen. Man denke z. B. an einen fertigen Clavierspieler; hier erfolgt das Anschlagen einer gewissen Taste, wie es scheint, reflectorisch auf einen gewissen Gesichtseindruck ohne Dazwischenkunft der Ueberlegung.

Wir wollen nun die einzelnen Theile des Hirns durchgehen und die unzweideutigsten Ergebnisse der anatomischen und experimentellen Untersuchungen der in ihnen stattfindenden Verknüpfungen aufzählen. In dem an das Rückenmark zunächst anschliessenden Hirntheile, dem sogenannten verlängerten Marke, befinden sich grössere Anhäufungen von Zellen, in welchen jedesfalls ein grosser Theil der langen Leitungsbahnen der Stränge des Rückenmarkes ihr Ende findet. Ganz sicher gilt dies von denjenigen langen Leitungsbahnen, welche in directer Beziehung zur Rumpfwand-, Hals-, Brust- und Bauchmuskulatur stehen, denn es ist eine unzweifelhafte Thatsache, dass das Coordinationscentrum der am Athmungsprocess betheiligten Bewegungen im verlängerten Marke zu finden ist. Seine Functionen im Einzelnen sind erst später in der Lehre von der Athmung zu behandeln, nur das mag gleich hier erwähnt werden, dass es diese Lage des Athemcentrums begreiflich macht, wie gewisse sensible Nerven, die ins verlängerte Mark selbst eintreten, Trigeminus und Vagus besonders in den Mechanismus der Athmung eingreifen. Die Muskulatur der Zunge, der Lippen, des Schlundes und theilweise des Halses beziehen ihre motorischen Nerven (*hypoglossus*, *facialis*, *glossopharyngeus*) aus dem verlängerten Marke, und dem entsprechend enthält dieser Hirntheil Centra ihrer coordinirten Bewegungen, Schlingen, Erbrechen, und nach der Annahme mancher Autoren, auch die der Lautarticulation. Das verlängerte Mark enthält ausserdem die Centralstellen für die Einwirkung auf das Herz und die Gefässe, wovon in der Lehre vom Blutkreislaufe zu handeln sein wird.

Ein Theil der langen Leitungsbahnen des Rückenmarkes scheint das verlängerte einfach zu passiren, ohne hier in Ganglienzellen einzumünden. Sie endigen dann wohl in den Zellenanhäufungen des Mittelhirns, ziehen vielleicht gar zum Theil in den Hirnstielen bis in die Hemisphären des Grosshirns.

Im Mittelhirn dürften besonders diejenigen Bahnen endigen, welche auf die Bewegungen der Extremitäten Bezug haben. Es ist nämlich durch zahlreiche physiologische Experimente ausser Zweifel gesetzt, dass die Coordinationscentra der Extremitätenbewegungen und insbesondere der Locomotion im Mittelhirn liegen. Es ist z. B. eine der am längsten bekannten, gut begründeten experimentellen Thatsachen der Hirnphysiologie, dass gewisse Verletzungen der Hirnstiele und Sehhügel eigenthümliche Störungen der Locomotion, die sogenannten Reitbahnbewegungen zur Folge haben. Wahrscheinlich haben sie ihren Grund darin, dass das Thier nicht mehr alle Empfindungen hat, welche ihm die Vorstellung von der geraden Lage seines Körpers verschaffen, und es deshalb immer von Neuem veranlasst ist, dieselbe aufzusuchen. Es giebt aber noch zahlreiche andere experimentelle und pathologische Thatsachen, welche darauf deuten, dass die Coordinationscentra der Extremitätenbewegungen im Mittelhirn zu finden sind.

Es ist sehr bemerkenswerth, dass in diese Gegend des Hirns auch der Sehnerv eingepflanzt ist. Die von ihm gelieferten Empfindungen sind es ja gerade, nach denen sich die coordinirten Bewegungen der Extremitäten hauptsächlich richten, und es ist darum begreiflich, dass der Sehnerv mit den Coordinationscentren derselben am unmittelbarsten zusammenhängen muss. Andererseits gehen dann wieder von diesen Hirntheilen unmittelbar diejenigen motorischen Nerven (*oculomotorius* etc.) aus, deren Wirkung auf den Sehact den unmittelbarsten Bezug hat, wie die Bewegungen des Augapfels, der Iris und die Accommodation.

In den Mechanismus der Gliedmassenbewegungen greifen zweitens aber auch die sensiblen Eindrücke von der Haut ein. Diese werden dem Mittelhirn natürlich zugeleitet durch die Rückenmarkstränge, in welchen andererseits auch die motorischen Fasern liegen, durch welche die Impulse vom Mittelhirn zu den motorischen Nerven gehen.

Endlich haben auch die durch den *nervus acusticus* geleiteten Eindrücke auf die Bewegungen der Gliedmassen Einfluss und es muss also auch dieser Nerv mit den Centren des Mittelhirns in Verbindung stehen. Die Anatomie hat zwar die Fasern dieses Nerven bis ins verlängerte Mark verfolgt und es ist daher der Zusammhang vielleicht nur ein mittelbarer. Das Eingreifen der Eindrücke auf den *acusticus* in den Mechanismus der Mittelhirncentren ist aber gleichwohl ein sehr bedeutender. Einerseits sieht man ja jedes Thier und jeden Menschen unwillkürlich auf Gehörseindrücke mit Locomotionen reagieren, andererseits sind aber von ganz besonderer Bedeutung gewisse Eindrücke, welche durch die in den Bogengängen und im

Vorhofe endenden Fasern des *nervus acusticus* geleitet werden, und welche nach der heutigen Anschauungsweise weder durch Schallschwingungen verursacht werden, noch als Schallempfindungen zum Bewusstsein kommen. Den Reiz für die Endapparate dieser Fasern sollen vielmehr die Bewegungen des Kopfes bilden und ihre Erregungen sollen eben nur bestimmt sein, in den betreffenden Coordinationscentren dergestalt einzugreifen, dass die nöthigen Bewegungen ausgeführt werden, um das Gleichgewicht zu erhalten. So viel ist gewiss, dass, wenn der Bogengangapparat verletzt ist, das Thier nicht mehr im Stande ist, seinen Kopf und Körper für jeden Zweck in die richtige Lage zu bringen. Wenn im Vorstehenden das Mittelhirn als Coordinationscentrum der Gliedmassenbewegungen charakterisirt ist, so soll natürlich nicht damit ausgesprochen sein, dass es über die Rumpfmuskulatur gar keine Macht habe. Dies kann schon darum nicht sein, weil an jeder Locomotion und kräftigen Gliedmassenbewegung auch die Rumpfmuskulatur sich betheiligen muss.

Das Kleinhirn scheint wesentlich Hilfsapparat für das Mittelhirn zu sein, mit dem es durch seine Stiele ja auch im ausgiebigsten Zusammenhange steht. Auch das Kleinhirn dient der Coordination der grossen Bewegungen, die hauptsächlich mittelst der Gliedmassen ausgeführt werden. Insbesondere scheint es die correctiven Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichtes auszulösen. In den Kleinhirnhemisphären sind vielleicht die einzelnen sensiblen und motorischen Apparate localisirt vertreten.

Gleichsam die höchste Instanz im Nervensystem, zu welcher die Botschaften von sensiblen Organen gelangen, und von welcher die Befehle zu Bewegungsorganen ausgehen, bilden die Zellenanhäufungen der Grosshirnhemisphären. Dies spricht sich schon im anatomischen Baue aus, indem wir sahen, wie von der Peripherie die Bahnen zur grauen Substanz des Rückenmarkes gehen, von da zu den Zellen des verlängerten Markes, Kleinhirns und Mittelhirns, vom verlängerten Marke und Kleinhirn zum Mittelhirn; von hier endlich gehen die letzten Bahnen zu den Grosshirnhemisphären mit Einschluss der Basalganglien (Sehhügel und Streifenhügel).

Diese aus den anatomischen Verhältnissen gefolgerte Bedeutung der Hemisphärialgebilde des Gehirns zeigt sich nun auch in ihrer physiologischen Function aufs Deutlichste. Es kann nämlich kein Zweifel sein, dass die Erregungen in den Elementen dieser Gebilde die objective Erscheinungsweise dessen sind, was dem Subjecte selbst als Ueberlegung und klar bewusster Willensact erscheint, oder dass, wie man es vielleicht nicht so ganz passend auszudrücken pflegt, die Hemisphärialgebilde die Organe der Intelligenz sind. Der Beweis

für diesen Satz liegt darin, dass ein Thier, das der Hemisphären beraubt ist, zwar noch alle Functionen verrichten, auch auf äussere Reize grosse planmässige Bewegungscomplexe ausführen kann, sich aber in einem schlafähnlichen Zustande befindet und keine Handlungen aus eigenem Antriebe ausführt. Ein solches Thier reagirt z. B. noch auf Lichteindrücke in verschiedener Weise, ja die Eindrücke auf sein Auge können noch regelnd eingreifen in die Bewegungen seiner Glieder, so dass man sagen könnte, es kann Objecte sehen und ihnen ausweichen, aber es sieht nicht mehr im eigentlichen Sinne des Wortes, d. h. es bildet sich auf Grund der Lichteindrücke keine Vorstellungen mehr von den Objecten, die es zu selbstständigem Handeln denselben gegenüber veranlassten. Es kann z. B. vor dem reichlichsten Futter verhungern.

Die neueren eifrigen experimentellen Forschungen auf dem Gebiete der Hirnphysiologie haben einen sehr wichtigen Fundamentalsatz über die Function der Grosshirnrinde unzweifelhaft festgestellt, dass nämlich hier die Beziehnungen zu den einzelnen Theilen der sensiblen und motorischen Körperperipherie localisirt sind. Mit anderen Worten: soll von einem an einer bestimmten Hautstelle gefühlten oder mit einer bestimmten Netzhautstelle gesehenen Objecte eine klar bewusste Vorstellung entstehen, so muss die entstandene Erregung nothwendig in eine bestimmte Stelle der Grosshirnrinde eindringen und eine gegenseitige Vertretung kann hier nicht stattfinden. Ebenso muss andererseits die Erregung von einer ganz bestimmten Stelle der Grosshirnrinde ausgegangen und zu einem bestimmten Muskel geleitet sein, wenn die Bewegung dem Bewusstsein als diese ganz bestimmt gewollte Bewegung erscheinen soll. Im Allgemeinen ist in dieser Weise die rechte Körperhälfte in der linken Hemisphäre und umgekehrt repräsentirt. Nur bei den Netzhäuten der Augen ist dies nicht ganz durchgängig der Fall.

Die Repräsentation der sensiblen Eindrücke geschieht in den hinteren Theilen der Grosshirnrinde. Man hat hier bei Hunden und anderen Säugethieren, z. B. Affen, deren Hirn dem menschlichen sehr ähnlich ist, schon ziemlich genau die Gebiete abgegrenzt, wo die Gesichtseindrücke, die Gehörseindrücke und die Gefühlseindrücke zum Bewusstsein kommen. Das Gesichtscentrum ist am genauesten untersucht und liegt hoch oben etwas hinter der Mitte der Grosshirnhemisphäre. Zerstörung dieser Gegend der Rinde beiderseits hat Vernichtung des eigentlichen Sehvermögens zur unausbleiblichen Folge und theilweise Zerstörung bedingt bestimmte Defecte im Sehfelde. Das Gehörcentrum liegt etwas tiefer unten und ein wenig weiter vorne. Das Gefühlscentrum ist noch nicht so bestimmt um-

schrieben. Es wird von einigen Forschern an die innere, der Hirnsichel zugewandte Seite der Hemisphäre gesetzt.

Die motorischen Centra liegen vor diesen sensiblen Centren an der Hirnoberfläche. Reizung ganz bestimmter Stellen dieser Gegend bringt ganz bestimmte Bewegungen hervor. Es ist bereits ein ziemlich umfangreiches Material gut übereinstimmender Versuche über die Bewegungen zusammengebracht, welche auf Reizung bestimmter Stellen der Hirnoberfläche des Hundes, des Affen, des Kaninchens etc. erfolgen und die sich oft mit grösster Präcision auf einzelne Muskeln beschränken. Eine Aufzählung dieser Einzelheiten würde indessen in den Rahmen einer kurzen Darstellung der Physiologie um so weniger passen, als die an anderen Säugethieren gewonnenen Erfahrungen dieser Art auf den Menschen nicht ohne weiteres übertragen werden können.

Besondere Erwähnung verdient noch eine Stelle der motorischen Partie der Grosshirnrinde unten und vorne neben der Sylvischen Grube. Ihre Reizung beim Affen bringt Bewegungen der Zunge und des Mundes hervor, und zwar auf beiden Seiten. Zahlreiche übereinstimmende pathologische Erfahrungen haben dargethan, dass krankhafte Entartung der entsprechenden Stelle beim Menschen Verlust der Sprache (Aphasie) zur Folge hat.

Elektrische Reizung der vorhin als sensibel bezeichneten Regionen des Hirns haben übrigens auch oft Bewegungen zur Folge, diese haben dann aber ganz ersichtlich den Charakter von Bewegungen, wie sie auf Vorstellungen im betreffenden Sinnesgebiete zu erfolgen pflegen. So bringt eine Reizung im Gebiete des Gehörcentrums oft Spitzen der Ohren hervor. Manche Autoren geben den auf Reizung der vorderen Hemisphärentheile erfolgenden Bewegungen eine ähnliche Deutung und erklären somit, entgegen der hier vertretenen Anschauungsweise, auch jene Hemisphärentheile für wesentlich sensorisch.

Die allervorderste Partie der Grosshirnrinde scheint weder sensorische, noch motorische Functionen zu besitzen. Ihre elektrische Reizung bringt meist keine Bewegungen hervor und ihre Zerstörung beraubt ein Thier weder der bewussten Empfindung, noch der willkürlichen Bewegung. Ueberhaupt ist ein Thier, dem Theile der vorderen Stirngegend des Grosshirns genommen sind, in seinem Benehmen kaum zu unterscheiden von einem unverletzten. Man vermuthet desshalb in dieser Gegend des Grosshirns die Centralstellen für die bewusste überlegte Hemmung von Bewegungen, welche sonst durch Reflex von den sensiblen auf die motorischen Centra eingeleitet worden wären.

Gegen die Lehre von der Localisation bestimmter sensorischen und motorischen Functionen in der Grosshirnrinde hat man den

Einwand erhoben, dass die auf Exstirpation gewisser Hirnrindentheile bei Thieren zunächst auftretenden Functionsstörungen nach längerer Zeit allmählich wieder schwinden. Diese Einwendung ist aber nicht entscheidend. Bei der vielfältigen Verknüpfung der Centralstellen im Hirn kann sehr wohl das verstümmelte Thier für eine bestimmte Funktion andere Apparate einüben, als die, welche es im unversehrten Zustande dafür gebrauchte. Ein Bild ist vielleicht geeignet, den erwähnten Einwand zu entkräften. Man denke sich einen Menschen in einer unzugänglichen Kammer eingeschlossen und man habe beobachtet, dass er beschriebene Blätter herausreicht. Würde jetzt dieser Mensch seiner Hände beraubt, so würde ohne Zweifel zunächst das Herausgeben beschriebener Blätter aufhören, aber nach längerer Zeit könnte es doch vielleicht wieder stattfinden, wenn sich der Mensch eingeübt hätte mit den Füssen zu schreiben. Nach der Art der Gegner der Localisation zu schliessen, müsste man in diesem Falle behaupten, „die Function des Schreibens war bei dem Menschen nicht in den Händen localisirt,“ was doch entschieden unrichtig wäre. In der That war sie ausschliesslich in den Händen localisirt und ist nach Verlust derselben später in den Füssen localisirt worden. So kann zu einer gewissen motorischen oder sensorischen Function im unversehrten Körper ganz ausschliesslich eine ganz bestimmte Gegend der Hirnrinde gebraucht worden sein und nach Zerstörung derselben wird eine andere Gegend derselben dazu verwendet, welche natürlich auch mit den betreffenden motorischen oder sensorischen Nerven irgendwie verknüpft sein muss, was ohnehin wohl von jeder Gegend derselben behauptet werden darf. Offenbar sind die temporären Functionsstörungen bei Zerstörung von Hirntheilen für die Beurtheilung ihres normalen Gebrauches bedeutungsvoller als das Fehlen von dauernden. Bei der Einübung neuer Bahnen für bestimmte Zwecke finden vielleicht im Bewusstsein analoge Vorgänge statt, wie wenn man sich entschliesst drei Schritte vorwärts und dann vier Schritte nach rechts zu machen, um einen gewissen Punkt zu erreichen, den man bisher zu erreichen gewohnt war durch fünf Schritte schräg nach rechts und vorn.

Die Verbindungsfasern der Grosshirnrinde mit den tieferen Centren des Nervensystems bilden zunächst den sogenannten Stabkranz. Ein grosser Theil derselben zieht weiter in der sogenannten *Capsula interna* — der weissen Masse zwischen Linsenkern und Sehhügel. Hier sind die Repräsentanten der verschiedenen motorischen und sensorischen Rindenregionen schon enger zusammengedrängt, so dass begrenzte Schädigungen hier mehr ausgebreitete Functionsstörungen bewirken, als gleich grosse in der Hirnrinde. Die Fasern der *Capsula*

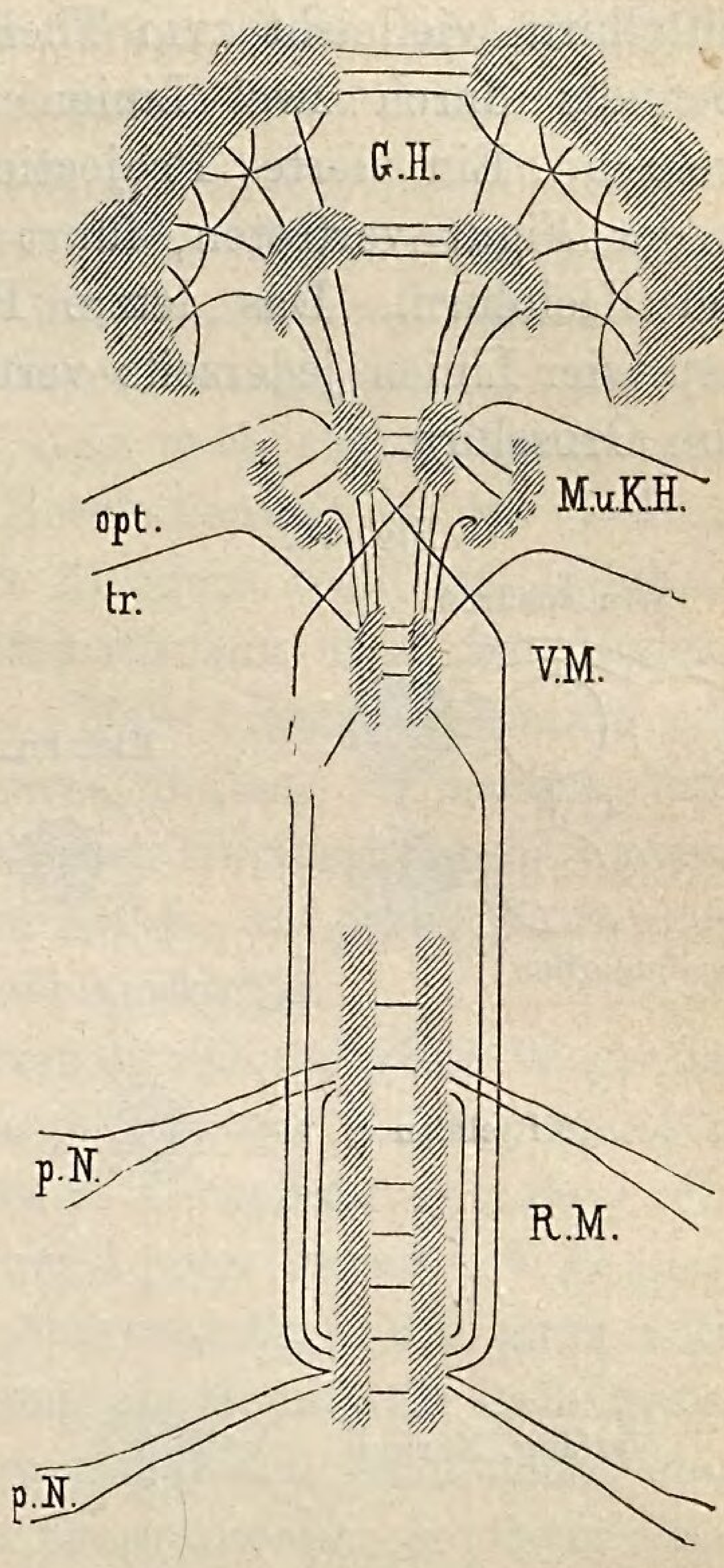
interna setzen sich weiter fort in den Hirnstielen und zwar bilden die motorischen Bahnen, welche aus den vorderen Theilen der *capsula interna* stammen, den unteren Theil, den sogenannten Hirnschenkelfuss; die sensorischen Bahnen — aus den hinteren Theilen der *capsula* — liegen im oberen Theile in der sogenannten Haube des Hirnschenkels. Die im Hirnschenkelfusse liegenden motorischen Bahnen setzen sich ununterbrochen weiter fort in die früher besprochenen Pyramidenbahnen des Rückenmarkes.

Die Beziehnung zwischen der Grosshirnrinde und den unteren Instanzen des Nervensystems lässt sich vielleicht passend vergleichen mit der Beziehung zwischen einem Reiter und dem Pferde. Das Pferd führt einmal, vom Reiter durch Zeichen angeregt, die von jenem beabsichtigten Bewegungen selbständig und zweckmässig aus. Es läuft in der bestimmten Richtung vorwärts, vermeidet mit Geschicklichkeit Hindernisse und so weiter, während der Reiter ungestört an andere Dinge denken kann. Sowie aber derselbe den Entschluss fasst, den Lauf in Richtung oder Geschwindigkeit zu ändern, so kann er dies durch ein neues dem Pferde gegebenes Zeichen sofort bewerkstelligen. So führen die untergeordneten Centren des Nervensystemes insbesondere wohl die Apparate des Mittel- und Kleinhirns auf einmalige Anregung von Seiten der Grosshirnrinde die verwickeltesten Verrichtungen, wie Gehen, Stricken, Nähen und dergleichen vollständig aus, und zwar unter Controlle der Eindrücke von allen Sinnen, deren Nerven ja mit diesen Centren verknüpft sind, während gleichzeitig in der Grosshirnrinde ganz andere Processe verlaufen, welche subjectiv etwa als angestrengtes Nachdenken über irgend welche Gegenstände erscheinen, oder die wieder andere motorische Apparate in Bewegung setzen, wie es z. B. geschieht, wenn ein Mensch während des Gehens oder während einer Handarbeit eine Unterhaltung führt. Jeden Augenblick aber kann die Grosshirnrinde wieder in die Thätigkeit der untergeordneten Centra modificirend eingreifen, d. h. subjectiv ausgedrückt: man kann jeden Augenblick die eine Zeit lang unbewusst verlaufende Thätigkeit „willkürlich“ abändern oder unterbrechen.

Die vorstehend besprochenen Verknüpfungen sind, soweit dies in einem nicht allzu überladenen Schema möglich ist, durch die Fig. 15 übersichtlich dargestellt. Die schattirten Flächenstücke sollen die Hauptanhäufungen der Zellen bedeuten, wo Reflexe von sensiblen auf motorische Bahnen und Coordinationen verschiedener motorischen Antriebe stattfinden. Durch ihre Gestalt erinnern sie schon einigermassen an die Gestalt der betreffenden anatomischen Theile. Sie bilden vier einander und der äusseren (sensiblen und motorischen) Peripherie übergeordnete Instanzen. Die erste ist die

graue Substanz des Rückenmarkes (*RM*), die zweite die des verlängerten Markes (*VM*), die allerdings von der ersten nicht scharf abgegrenzt ist. Die dritte Instanz ist die graue Substanz des Mittel- und Kleinhirns (bei *M* und *KH* in der Figur). Endlich die vierte Instanz ist zusammengesetzt aus den grauen Massen der Basalganglien (*Corp. striata et thalami opt.*) und der Grosshirnrinde. Letztere könnte man allesfalls auch als eine fünfte den Basalganglien noch überordnen, jedoch ist hierauf in der vorhergehenden Erörterung nicht näher eingetreten. Die Verknüpfungen, in der Figur durch Linien dargestellt, können nun füglich in drei Gattungen eingetheilt werden, nämlich erstens „Commissuren“, welche die rechte und linke Hälfte derselben Reflexinstanz mit einander verknüpfen. Ihr Vorhandensein bedingt das Zusammenwirken der beiden Körperhälften. In der Figur sind sie natürlich durch wagrechte Querlinien zwischen symmetrischen Stellen dargestellt. Die zweite Art der Verknüpfung sind die „Associationssysteme“, welche verschiedene Stellen derselben grauen Masse auf einer Seite verbinden. Diese Bahnen dienen also der Coordination grösserer Bewegungscomplexe auf derselben Körperseite. In der Figur sind nur zwei Beispiele ausdrücklich dargestellt: in den Bogenlinien zwischen verschiedenen Punkten der Grosshirnrinde einerseits und in den Geraden, welche aus einer Stelle der grauen Substanz des Rückenmarks auftauchen, um in eine andere weiter oben wieder einzugehen und so die oben (S. 119) vertretene Auffassung von den Grundbündeln der Rückenmarkstränge zur Anschauung bringen.

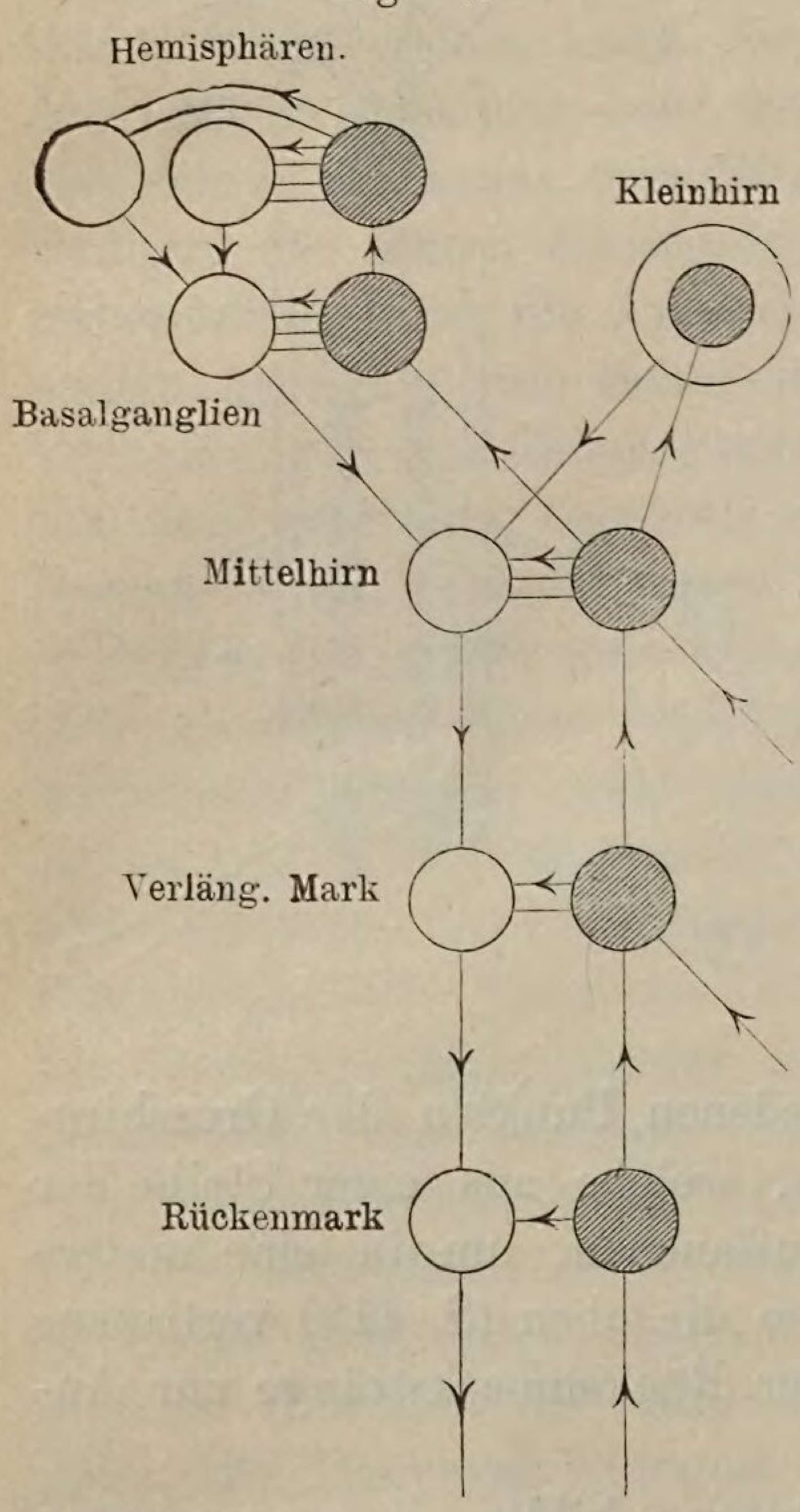
Fig. 15.



Die dritte Gattung der Verknüpfung bilden die sogenannten „Projectionssysteme“, welche von einer Instanz zur andern führen. Das erste Projectionssystem ist der Inbegriff aller peripherischen, sensiblen und motorischen Nerven. Sie gehen bekanntlich meist in die graue Substanz des Rückenmarkes (wie bei *p N* angedeutet ist),

einzelne freilich, wie z. B. der (bei *tr* in der Figur angedeutete) *nervus trigeminus*, unmittelbar zu einer höheren Instanz; der Sehnerv (*opt.* Fig. 15) tritt noch höher oben ins Mittelhirn ein. Ein zweites Projectionssystem führt von den Zellen des Rückenmarkes zu denen des verlängerten Marks. Es ist in der Figur durch eine Linie auf jeder Seite vertreten, die sowohl aufwärts als abwärts leitende Bahnen darstellt. Ein drittes Projectionssystem führt vom Rückenmark zum Mittelhirn (vielleicht zum Theil sogar direct zum Grosshirn). Es ist ebenfalls durch zwei Linien in der Figur vertreten, welche sich kreuzen. Ein viertes Projectionssystem, durch drei Linien jederseits in der Figur vertreten, führt vom verlängerten Marke zum Mittel- und Kleinhirn. Das letzte Projectionssystem endlich, durch drei resp. vier Linien jederseits vertreten, führt vom Mittel- und Kleinhirn zum Grosshirn.

Fig. 16.



Zur Ergänzung der Fig. 15 mag die noch mehr schematisch gehaltene Fig. 16 dienen, welche in der Disposition an das Profil, wie jene an die Frontalansicht des Nervensystems erinnert. Hier treten daher die Zellenanhäufungen, welche der Aufnahme sensibler Eindrücke dienen, als schraffirte Ringe getrennt auf von den als leere Ringe dargestellten Zellenanhäufungen, welche die motorischen Antriebe aussenden. Als leerer Ring ist auch der vorderste frontale Abschnitt der Grosshirnrinde dargestellt, welcher weiter oben als Sitz der Ueberlegung resp. Hemmung reflectorischer Antriebe bezeichnet wurde. Die Leitungsbahnen sind als Striche dargestellt und mit Pfeilspitzen versehen, welche den Sinn der in ihnen stattfindenden Leitung andeuten. Die ins Freie ausgehenden Striche sind natürlich die peripherischen Nerven, welche ins Rückenmark, verlängerte Mark und Mittelhirn eingehen.

In der ganzen bisherigen Darstellung der Vorgänge im Nervensystem wurde als Regel vorausgesetzt, dass der Erregungsprocess an den Enden peripherischer Nerven durch äussere Reize verursacht

wird, und dass also der schliessliche Erfolg in einem nach aussen wirkenden Organe, wenn ein solcher überall zu Stande kommt, als Reflex im weiteren Sinne des Wortes zu bezeichnen ist. Es giebt aber ganz entschieden auch Fälle, in denen Bewegungen vom Nervensysteme ausgelöst werden, ohne einen eigentlichen äusseren Reiz; zu ihnen gehört z. B. die Athembewegung. Man pflegt solche Bewegungen „automatische“ zu nennen. Man darf sich aber durch diese Bezeichnung nicht zu dem Irrthume verführen lassen, als wäre hier die Erregung in den betreffenden Nervencentren ohne Reiz von selbst entstanden, dies hiesse ja eine Wirkung ohne Ursache annehmen. Der einzige Unterschied der automatischen von den Reflexbewegungen besteht darin, dass bei jenen der Reiz direct auf die Ganglienzellen im Centrum selbst einwirkt. Bei der Athembewegung z. B. ist, wie wir später genauer sehen werden, der Reiz auch seiner Natur nach bekannt und besteht in einer gewissen Beschaffenheit des das Centralorgan durchfliessenden Blutes. Es wäre übrigens recht gut möglich, dass auch dieser Unterschied der automatischen von den Reflexbewegungen nur ein scheinbarer wäre. Man brauchte nämlich nur die keineswegs so ganz unwahrscheinliche Annahme zu machen, dass die der automatischen Bewegung vorstehenden Nervenzellen besondere, natürlich mikroskopisch kleine, Fortsätze hätten, auf deren Enden ein Blutbestandtheil oder sonst etwas reizend einwirkte.

Da fast immer dem centralen Nervensystem auf dem Wege der sensiblen Nerven Erregung zuströmt, resp., wie wir soeben sahen, in ihm selbst entsteht, und da die zahllosen Verknüpfungen diese Erregung allseitig darin verbreiten, so wird man vermuthen können, dass in der ganzen Zellenmasse des Nervensystems nie ganz vollständige Ruhe herrscht, sondern beständig ein wenn auch stellenweise und zeitweise minimer Grad von Erregung besteht. Man nennt aber eine solche ununterbrochen andauernde Erregung eine „tonische“ oder kurz „Tonus“. Man wird demnach, so lange das Leben dauert, im ganzen Nervensystem einen gewissen Tonus annehmen dürfen. In manchen Theilen des Nervensystems, z. B. in denen, von welchen das Blutgefässsystem abhängt, ist er in der Regel so stark, dass ein fortwährender Abfluss von Erregung auf den motorischen Bahnen in solchem Maasse stattfindet, dass auch die davon abhängigen Muskeln in einem dauernden Erregungs- oder Contractionszustande begriffen sind. In anderen Theilen des Centralorganes ist der Tonus allerdings zu schwach, um diesen sichtbaren Effect hervorzubringen. Er erstreckt sich aber doch in die motorischen Fasern hinein, welche in einem solchen minimen, zur Muskelzusammenziehung selbst noch nicht führenden Erregungszustande wenigstens leichter in den Grad

von Erregung versetzt werden können, welcher eine Muskelzusammenziehung auslöst. Dies zeigt sich in einer sehr merkwürdigen Erscheinung am Froschrückenmarke. Die aus demselben hervorgehenden motorischen Nervenwurzeln sind nämlich sofort weniger leicht reizbar als vorher, wenn man die hinteren sensiblen Nervenwurzeln durchschneidet. Offenbar führen diese letzteren, auch wenn die Haut nicht gerade besonders starken Einwirkungen ausgesetzt ist, den Zellen des Markes beständig etwas Erregung zu, welche sich auf die motorischen Fasern fortpflanzt, so dass nun ein geringerer Reiz genügt, um sie bis zu dem auf den Muskel wirksamen Grad der Erregung zu bringen, als wenn durch Abtrennung der sensiblen Wurzeln jene Quelle schwacher Erregung abgeschnitten ist.

5. Abschnitt. Physiologie der Sinne.

Einleitende Betrachtungen.

Es ist ein wichtiges Problem der Physiologie, zu untersuchen, wie die Erregungen, deren mögliche Leitungen durch das Nervensystem hindurch im vorigen Abschnitte zergliedert wurden, an den peripherischen Enden der sensiblen Nerven durch äussere Einflüsse im Verlaufe des normalen Lebens entstehen. In diesem Abschnitte soll zunächst eine bestimmte Gattung sensibler Nervenfasern in Betracht gezogen werden, die eine ganz besondere Stellung im Organismus einnehmen. Sie sind erstens dadurch ausgezeichnet, dass ihre peripherischen Enden in ganz besonderer Weise bestimmten Einflüssen ausgesetzt sind, welche nicht blos für das Nervensystem, sondern für den Gesammtkörper als äussere zu bezeichnen sind. Offenbar giebt es im Gegensatze hierzu zahlreiche andere centripetalleitende peripherische Nervenfasern, deren Enden regelmässig von Reizen im Innern des Körpers getroffen werden; diese, wie z. B. die Lungenäste des *n. vagus*, sind nicht Gegenstand des gegenwärtigen Abschnittes. Die den äusseren Reizen blossgestellten Endapparate der hier zu betrachtenden Nerven haben sämmtlich eine solche Beschaffenheit, dass eine geradezu märchenhaft geringe Arbeit genügt, um das Nervenende in den Erregungszustand zu versetzen. (Man denke an die alle Vorstellung übersteigende Kleinheit der Schwingungen des Labyrinthwassers, welche den *n. acusticus* reizen.) Die eigentliche Nervensubstanz ist nicht so labil, dass sie unmittelbar durch so geringfügige Anstösse erregt werden könnte; wir müssen daher annehmen, dass in den fraglichen Endapparaten Stoffe von überaus labilem molekularen Gefüge vorhanden sind, in denen — wie in den explosiven Verbindungen — durch die leisesten Anstösse chemische Kräfte ausgelöst werden, deren — im Verhältniss zum Anstoss — bedeutende Arbeit als Reiz auf das eigentliche Nervenende wirkt.

Ein Organ, in welchem solche überaus reizbare Endapparate sensibler Nerven zusammengeordnet und äusseren Reizen blossgestellt sind, nennt man ein „Sinneswerkzeug“ und die zugehörigen sensiblen Nerven „Sinnesnerven“.

Die Sinnesnerven sind im Centralorgan im Allgemeinen nicht direct verknüpft mit den Zellengruppen, von welchen aus die wesentlichen Functionen der vegetativen Sphäre, wie Blutkreislauf, Athmung, Secretion beherrscht werden. Die durch die Sinne dem Centralorgane zugeleiteten Erregungen greifen daher nicht direct in das Spiel dieser Function ein. Dahingegen pflanzen sich die Sinneserregungen regelmässig fort in die Gegenden des Centralorganes, von wo aus die grossen planmässigen Bewegungscomplexe der Sceletmuskulatur beherrscht werden. Das heisst, vom Standpunkte der inneren Anschauung gesprochen, die durch Reizung der Sinnesnerven bedingten „Empfindungen“ liefern dem Bewusstsein das Material zu den „Vorstellungen“ von äusseren Objecten, nach welchen wir unser Benehmen diesen gegenüber einrichten. Das Hauptinteresse einer Untersuchung der Sinneseindrücke liegt somit nicht in ihrer Eigenschaft als Factoren im stofflichen Haushalte des Thierleibes, sondern in ihrer Bedeutung als Quelle für den Inhalt des Bewusstseins. Aus diesem und aus anderen Gründen pflegt man sich daher bei Darstellung der Sinnesphysiologie stets in erster Linie auf den Standpunkt der inneren Anschauung zu stellen.

Wenn wir von diesem Standpunkte aus unsere eigenen verschiedenen „Empfindungen“ vergleichen, so werden wir bald gewahr, dass sich dieselben nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ von einander unterscheiden können. Die Empfindung von einer bestimmten Qualität (z. B. eine bestimmte Farbe) kann eine stetige Scala von Quantitäten durchlaufen vom Unmerklichen $= 0$ an bis zu einem nicht angebbaren, wenn auch wohl nicht unendlich hohen Werthe der Intensität. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass diese Verschiedenheit der Empfindungsstärke der Verschiedenheit der Stärke des chemischen Processes im Nerven entspricht, welcher von aussen betrachtet das ist, was sich der inneren Anschauung als Empfindung darstellt.

Achten wir ausschliesslich auf die qualitativen Unterschiede der Empfindungen, so treten aus der ungeheuren Mannigfaltigkeit zunächst sehr bestimmt vier deutlich gesonderte Qualitätenkreise hervor, nämlich der Lichtempfindung, der Schallempfindung, der Geruchsempfindung und der Geschmacksempfindung. Die beiden letzteren sind zwar nicht so scharf umschrieben als die beiden ersteren, aber bei einiger Uebung im Achten auf den eigentlichen Empfindungs-

inhalt wird Jeder doch leicht entscheiden können, ob eine gegebene Empfindung dem Kreise der Geruchs- oder Geschmacksempfindungen angehört oder keinem von beiden. Es bestehen innerhalb jedes dieser Kreise zwar immer noch qualitative Unterschiede, doch sind diese von ganz anderer Ordnung als die Unterschiede zwischen Empfindungen verschiedener Kreise, und wir sind daher berechtigt, wegen ihres gemeinsamen Charakters alle Lichtempfindungen als qualitativ gleichartig zu fassen, ebenso alle Schallempfindungen, alle Geruchs- und alle Geschmacksempfindungen.

Die Art des Empfindens auf einem dieser Sinnengebiete nennt man die „specifische Energie“ desselben. Vor allem muss hervorgehoben werden, dass die specifische Energie eines Sinnes entschieden nicht in directem ursachlichen Zusammenhange steht mit dem äusseren Agens, welches diesen Sinn erregt, oder mit anderen Worten, dass keineswegs etwa der Charakter des Empfindens der Art der Reizung entspringt. Am leichtesten kann man sich beim Gesichtssinne von der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugen. Es gelingt nämlich leicht, den Sehnerven auf andere als die gewöhnliche Art, z. B. mechanisch — durch Druck auf das Auge — oder elektrisch zu reizen, und man hat alsdann Empfindungen von derselben Qualität, als wenn der Reiz wie gewöhnlich in das Auge fortgepflanzte Aetheroscillationen gewesen wären, d. h. Lichtempfindungen. Umgekehrt hat die Empfindung gar keine Aehnlichkeit mit einer Lichtempfindung, wenn Aetheroscillationen andere sensible Nerven, z. B. die Hautnerven erregen.

Die Art des Reizes, welcher einen Sinnesnerven vermöge der besonderen Einrichtungen an der Peripherie im Verlaufe des normalen Lebens gewöhnlich erregt, nennt man den adäquaten Reiz dieses Sinnes. Wir können somit jenen wichtigen Satz so aussprechen: Die specifische Energie eines Sinnes ist nicht bedingt durch seinen adäquaten Reiz, vielmehr reagirt der Sinn mit seiner specifischen Energie auf jeden beliebigen Reiz, der überhaupt seine Nerven zu erregen vermag.

Ebensowenig kann man daran denken, die verschiedenen specifischen Energien der Sinne etwa zu erklären durch Verschiedenheiten im Wesen der molekularen Bewegungen. Es spricht zu viel dafür, dass der Nervenprocess in allen nervösen Elementen wesentlich dieselbe Art der molekularen Bewegung ist. Ueberdies würde es zu gar nichts führen, wollte man auch hypothetisch annehmen, dass der molekulare Vorgang der Erregung im *n. opticus* sich anders gestalte als im *n. acusticus* etc., denn der Unterschied zwischen zwei Formen von Molekularbewegung hätte doch gar nichts Analoges mit dem

Unterschiede von zwei Empfindungsqualitäten. Wir müssen eben die specifischen Energien der Sinne hinnehmen als Urphänomene der inneren Anschauung, welche ebensowenig einer Erklärung fähig sind wie die Thatsache des Bewusstseins überhaupt.

Neben die vier bis jetzt namentlich aufgeführten Sinne stellt sich noch ein fünfter sehr weit verbreiteter, der Tast- oder Gefühlssinn, welcher manches Eigenthümliche darbietet. Das Organ dieses Sinnes bilden die Enden der sämmtlichen sensiblen Nerven der äusseren, mit Epidermis bekleideten Haut und der zu Tage liegenden Schleimhautpartien. Die regelmässigen Reize dieses Sinnes sind wie die der vier übrigen vollständig äussere und es sind auch die Endapparate des Tastsinnes von jener extremen Erregbarkeit. Dahingegen haben die Empfindungen im Bereiche des Tastsinnes nicht einen so hervorstechend besonderen Charakter wie die Licht-, Schall-, Geruchs- und Geschmacksempfindungen. Man kann sie eher als Empfindungen überhaupt bezeichnen, d. h. als das Bewusstsein des Erleidens einer Einwirkung. In den meisten Fällen verknüpft sich allerdings, wie bei den anderen Sinnen, mit der Empfindung die Vorstellung von etwas Aeusserem als der Ursache jener Einwirkung, aber diesem Aeusseren wird im Bewusstsein eben nicht immer eine besondere Qualität beigelegt, wie bei den übrigen Sinnen z. B. die Farbe, bestimmte Klanghöhe u. s. f.

Eine zweite Eigenthümlichkeit der Empfindungen, die wir durch Reizung der Hautnervenenden erhalten, besteht darin, dass sie sich oft mit leidenschaftlichen Seelenzuständen verknüpfen, welche wir mit den Worten Schmerz und Lust bezeichnen.

Den Inbegriff dieser Art von Empfindungen, zu denen noch die Empfindungen des Schauders, des Kitzels und dergleichen gehören, nennt man das „Gemeingefühl“. Diese Bezeichnung deutet schon darauf hin, dass die fraglichen Empfindungen nicht mit einer so genauen Vorstellung eines äusseren Objectes verknüpft sind. Für den rein physiologischen Standpunkt der Betrachtung, welcher den Erregungsprocess lediglich als materiellen Vorgang in gewissen anatomischen Elementen ins Auge fasst, besteht ganz offenbar der Unterschied der Gemeingefühle von den gleichgiltigen oder eigentlichen Tastempfindungen darin, dass bei diesen der Erregungsprocess vorwiegend in diejenigen Bezirke der Grosshirnrinde eindringt, welche im vorigen Abschnitte als die Substrate der eigentlich klar bewussten Empfindungen bezeichnet sind, dass hingegen bei den Gemeingefühlen die Erregung sich in andere Partien der grauen Substanz des Centralorganes verbreitet, von welchen aus leicht unwillkürliche Reflexe erregt werden. In der That macht sich ja bei jeder Gemeingefühls-

empfindung, sei sie Schmerz, Lust, Schauder, Kitzel, eine Neigung zu Reflexen bemerklich, die nur durch gewaltsame Anstrengung des Willens überwunden werden kann. Es kann also kein Zweifel sein, dass die Gemeingefühle auf anderen Bahnen geleitet werden als die gleichgiltigen Tastempfindungen, und es entsteht die Frage, ob schon von der Peripherie an die Bahnen verschieden sind oder ob sie sich erst im Centralorgane trennen. Die erstere Annahme ist zwar von manchen Autoren vertreten, sie entbehrt aber jedes Anhaltes in den anatomischen Verhältnissen und ist daher, da uns keine physiologische Thatsache zu ihr nöthigt, entschieden zurückzuweisen. Ganz ungezwungen lässt sich dagegen die zweite Annahme anknüpfen an die Vorstellungen, welche wir uns vom Bau des Centralorganes machen mussten. Von der ersten Ganglienzelle des Markes, in welche irgend eine sensible Faser einmündet, gehen ja sicher verschiedene Wege weiter ins Centralorgan hinein. Einer davon wird mit wenig Unterbrechungen durch Ganglienzellen und folglich mit wenig Widerstand zum Sitze des bewussten Vorstellens führen, andere gehen durch die graue Substanz des Rückenmarkes und verlängerten Markes zu Orten, von wo aus leicht coordinirte Reflexe angeregt werden. Jener erste Weg dient der gleichgiltigen Tastempfindung, die letzteren dienen den Gemeingefühlen und namentlich den Schmerzempfindungen. Diese Annahme stimmt zu der bekannten Erfahrung, dass in der Regel schwache Reizung der peripherischen Nerven blos gleichgiltige Tastempfindung hervorruft, sehr intensive Reizung dagegen neben derselben Schmerz, denn es ist begreiflich, dass auf den vielfach durch Zellen unterbrochenen Bahnen der grauen Substanz sich nur sehr intensive Erregungen weit verbreiten können. Auch die seltsame, in krankhaften Zuständen bisweilen beobachtete Erscheinung der „Analgesie" verträgt sich ganz gut mit dieser Anschauungsweise. Sie besteht bekanntlich darin, dass ein Mensch bei der heftigsten Reizung einer Hautstelle durch Pressen, Quetschen oder dergleichen wohl eine Tastempfindung hat, aber keinen Schmerz. Es können in einem solchen Falle die Bahnen in der grauen Substanz unterbrochen sein, während die Bahnen zum Sitze der Vorstellungen noch leitungsfähig ist. Schwerer verständlich sind die anderen Gemeingefühle, wie Wollustempfindung, Schauder, Kitzel, die nicht wie der Schmerz durch äusserst intensive Reizung sensibler Nerven erregt werden, und die doch auch auf Weiterverbreitung der Erregung in den grauen Massen des Nervensystems beruhen müssen. Bei den Wollustempfindungen, die durch Reizung der Nerven des Sexualapparates entstehen, kann man etwa daran denken, dass von den ersten Centralstellen gerade dieser Nerven besonders wenig Wider-

stand bietende Bahnen in bestimmte Theile der grauen Substanz führen, die den Sitz der in Rede stehenden Gemeingefühle bilden, so dass schon bei mässiger Reizung dieser Nerven neben der gleichgiltigen Tastempfindung das Gemeingefühl zu Stande kommt. Unzweifelhaft kann übrigens durch noch intensivere Reizung der Nerven des Geschlechtsapparates auch Schmerz entstehen, und es bleibt daher noch die sehr merkwürdige Frage, ob ein bestimmter Theil der Erregungsscala der betreffenden Nerven den Wollustempfindungen zugehört und ob sie z. B. auch durch elektrische Erregung der Nervenstämme in diesem bestimmten Grade hervorgerufen werden könnte. Dass bestimmte Nervenstämme mit den Centren der Gemeingefühle in besonders leicht zugänglicher Verbindung stehen, gilt übrigens auch beim Schmerze. So bringt z. B. schon äusserst geringe Reizung der Hornhautnerven Schmerz hervor und zwingt zu Reflexen.

Bei der Entstehung des Schaudergefühles mit Neigung zu Reflex durch Abkühlung einer Hautfläche ist vielleicht die Ausbreitung der Erregung in der grauen Substanz trotz geringer Intensität bedingt durch das gleichzeitige Wirken zahlreicher sensiblen Nerven, denn das Schaudergefühl kommt immer nur durch Abkühlen eines ziemlich ausgedehnten Hautstückes zu Stande, und zwar muss es, beiläufig gesagt, ein Stück der Rumpfhaut, nicht der Extremitätenhaut sein. Vollständig räthselhaft scheint noch das Gemeingefühl des Kitzels.

1. Capitel. Tastsinn und Gemeingefühl.

I. Allgemeines.

Dem Tastsinn dienen erstens die sämmtlichen sensiblen Fasern der Rückenmarksnerven und zweitens die sensiblen Fasern des *n. trigeminus;* ob man gewisse Fasern des *n. glossopharyngeus* und gewisse Fasern des *n. vagus*, namentlich dessen *ramus auricularis* und *laryngeus superior* zu den eigentlichen Tastnerven zu zählen hat, ist nicht entschieden. Die Endigungsweise dieser sämmtlichen Nervenfasern in der Haut und in oberflächlichen Schleimhautpartien ist nicht gleichartig. E r s t e n s endet eine verhältnissmässig wohl nicht sehr grosse Anzahl sensibler Nervenfasern in den sogenannten Vater'schen Körperchen, die sich zerstreut im Unterhautzellgewebe und noch tiefer im Innern des Körpers finden. Das Vater'sche Körperchen besteht aus einem kleinen Säckchen, in welches der Axencylinder der betreffenden Nervenfaser eintritt, nachdem sie kurz vorher ihre Markscheide verloren hat. Der Axencylinder scheint in dem Säckchen

blind, öfters mit einer knopfförmigen Anschwellung zu endigen. Der übrige Inhalt des Säckchens scheint flüssig zu sein und dasselbe unter einigem Drucke auszufüllen. Um das Säckchen legen sich zwiebelschalenartig noch zahlreiche Hüllen. Das ganze Gebilde wird dadurch so gross, dass es meist noch mit blossem Auge gut sichtbar ist. Eine zweite Art von Endapparaten besteht aus ähnlichen prall gefüllten Säckchen ohne weitere Hüllen, welche unmittelbar unter dem Epithel liegen. In der eigentlichen Haut liegen sie an den Spitzen von Cutispapillen. Sie finden sich aber auch unter dem Epithel sensibler Schleimhautflächen. Auch in diese Säckchen tritt der nackte Axencylinder ein und endet blind öfters in mehrere Zweige gespalten oder nach einigen Spiralwindungen an der Wand herum. Diese subepithelialen Endapparate nennt man Tastkörperchen und Endkolben. Drittens steigen sensible Nervenelemente zwischen den Zellen der Epidermis und des Epithels der sensiblen Schleimhautpartien gegen die freie Oberfläche auf und scheinen sie an manchen Stellen, z. B. in der Cornea, wirklich zu erreichen. In welcher Weise diese Elemente endigen, ist nicht bekannt.

Jede sensible Hautnervenfaser zerfällt, ehe sie in einer der beschriebenen Arten endigt, in mehrere Aeste, so dass jeder Primitivfaser mehrere Endapparate zukommen, die über ein mehr oder weniger grosses Hautstück vertheilt sind. Die Aeste verschiedener Fasern durchflechten sich dabei derart, dass, wenn man ein Hautstück abgrenzt, welches alle Enden einer Faser enthält, darin regelmässig auch noch Enden anderer Fasern zu treffen sind.

Den adäquaten Reiz des Tastsinns bilden bekanntlich einerseits Temperaturänderungen, andererseits Druck (resp. Zug). Dass diese beiden Agentien die beschriebenen Nervenenden erreichen können, ist ohne Weiteres begreiflich, jedoch werden zu einer Einwirkung auf die tiefer in der Cutis und im Unterhautbindegewebe gelegenen Nervenenden nur stärkere Druckgrade im Stande sein. Auch werden diese Nervenenden nur in Ausnahmefällen Temperaturänderungen ausgesetzt sein.

Je nachdem die Haut durch Druck oder durch Temperaturänderung gereizt wurde, hat die Empfindung einen wesentlich verschiedenen Charakter. Wir haben in einem Falle ein Druck- oder Berührungsgefühl, im anderen ein Wärme- oder Kältegefühl. Es giebt also drei Modifikationen der specifischen Energie des Tastsinns. Nach den entwickelten allgemeinen Grundsätzen ist anzunehmen, dass sie an drei verschiedene Arten von Nervenelementen geknüpft sind und dass die Endapparate dieser Nervenarten in verschiedener Weise reizbar sind, so dass die Enden der einen Art durch Druck,

die Enden der zweiten Art durch Wärme, die Enden der dritten Art durch Kälte am leichtesten gereizt werden können. Diese Sätze finden sich experimentell bestätigt, wenn man Druck, Wärme und Kälte auf isolirte Punkte der Haut einwirken lässt. Bei Durchmustern einer Hautstrecke findet man dann einzelne Punkte, wo der Druckreiz, andere wo der Wärmereiz, noch andere wo der Kältereiz anspricht und die specifische Empfindung hervorruft. Elektrische Reizung spricht an allen solchen Punkten an, aber je nach dem ein Druckpunkt, ein Wärmepunkt, oder Kältepunkt getroffen ist, bringt sie ein Druck-, ein Wärme- oder Kältegefühl hervor.

Auf Narben fehlen die Temperaturgefühle und die durch ganz leise Berührung bedingten Empfindungen, während stärkere Druckgrade ebenso wie anderwärts empfinden werden. Der Grund ist wohl darin zu suchen, dass Wärme und Kälte empfindende Nervenenden nur in den oberflächlichsten Hautschichten vorhanden sind, Druck empfindende aber auch in den tieferen, welche durch die vernarbte Wunde nicht zerstört waren.

II. Drucksinn.

Von den Fragen in Betreff der Reizung der Haut durch Druck insbesondere drängt sich zunächst die auf: welches der kleinste Druckwerth sei, der genügt, um eine merkliche Reizung hervorzubringen. Hierüber angestellte Versuche haben ergeben (was zum voraus zu erwarten war), dass an Hautstellen mit dicker Epidermis mehr Druck erforderlich ist, um eine Empfindung zu veranlassen, als an Stellen mit dünner Oberhaut. An manchen Stellen der letzten Art, z. B. an der Stirn, genügt der geringe Druck von 2 $^{\text{mgr}}$ auf eine Grundfläche von 9 mm^2 zur Erregung einer deutlichen Empfindung. Um einzusehen, wie erstaunlich dieses Ergebniss ist, muss man bedenken, dass doch nicht die blosse Gegenwart, sondern die mechanische Arbeit des Gewichtes die Erregungsursache sein kann. Das heisst, das drückende Gewicht kann nur wirken sofern es einsinkt — einen Eindruck macht. Wie gering aber wird die Compression der Haut bei einer Last von 2 $^{\text{mgr}}$ auf 9 mm^2 Grundfläche sein?

An der Volarseite der Finger, mit bedeutend dickerer Epidermisschicht, müssen 15 und mehr Milligramm auf 9 mm^2 Grundfläche aufgelegt werden, auf die Nägel an Händen und Füssen gar ein ganzes Gramm, um eine deutliche Empfindung zu veranlassen. Sehr bedeutend wird der Drucksinn verfeinert durch die kurzen Härchen, welche sich auf dem grössten Theile der Haut finden, offenbar weil sie den ganzen Druck eines kleinen Gewichtes auf einen Punkt concentriren. Am rasirten Daumenrücken brachten z. B. in einem Falle

erst 35 ^{mgr} auf 9 mm^2 Grundfläche drückend eine Empfindung hervor, während auf derselben Stelle unrasirt schon 2 ^{mgr} empfunden werden.

Manche Beobachtungen des täglichen Lebens sprechen dafür, dass die Druckempfindung nur da stattfindet, wo gedrückte und nicht gedrückte Stellen der Haut aneinander grenzen. Man tauche z. B. einen Finger in Quecksilber von solcher Temperatur, dass es sich weder warm noch kalt anfühlt, dann hat man an den tief eingetauchten Stellen, wo sicher mehr als 5 ^{gr} auf 9 mm^2 Grundfläche drücken, keine Empfindung, sondern nur an dem ringförmigen Hautstück, welches in der freien Oberfläche liegt. Jeden Augenblick kann man folgenden Versuch anstellen: Man stecke einen Finger in den Mund, schliesse die Lippen luftdicht um denselben und erhöhe den Luftdruck in der Mundhöhle; man wird dabei keine Empfindung haben, die der bei Druck eines festen Körpers irgendwie zu vergleichen wäre.

Sehr gering muss offenbar die Trägheit der dem Drucksinne dienenden Nervenapparate sein, denn man kann gegen 640 Stösse in einer Secunde gesondert empfinden, die von den Zähnen eines rasch gedrehten Zahnrade gegen einen Finger ausgeübt werden. Erst wenn die Zahl der Stösse noch grösser ist, verschwimmen die Eindrücke in einander, so dass der Rand des Rades glatt erscheint.

Je grösser der Druck, desto intensiver wird natürlich die Erregung der sensiblen Nerven und desto stärker also das dadurch hervorgerufene Druckgefühl sein. Wir können also nach dem Grade der Empfindungen Druckgrössen abschätzen. Wir besitzen in unserem Drucksinne gleichsam eine Wage.

Damit zwischen zwei nacheinander auf die Haut gesetzten Gewichten ein Unterschied bemerkbar sei, ist aber nicht etwa stets dieselbe Differenz der Gewichte erforderlich. Vielmehr unterscheidet man kleine Gewichte schon bei einer kleineren Differenz als grosse. Genaue Beobachtungen haben ergeben, dass die Differenz immer ungefähr denselben Bruchtheil des einen Gewichtes ausmachen muss, um einen merklichen Unterschied der Druckempfindungen zu bedingen. Dieser Satz ist unter dem Namen des Weber'schen Gesetzes bekannt. Man kann diesen Satz auch so aussprechen: Wenn zwei Druckgrössen durch den Tastsinn unterschieden werden sollen, so muss nicht ihre Differenz immer denselben Werth haben, sondern ihr Verhältniss, und zwar giebt man als durchnittlichen Werth dieses Verhältnisses an: 29 : 30, d. h. ein normalsinniger Mensch kann bei gehöriger Aufmerksamkeit unterscheiden 29 und 30 Gramm oder 58 von 60 Gramm u. s. w.

Wenn man Gewichte vergleicht, indem man sie nicht auf ein

unterstütztes, sondern auf ein frei schwebendes Glied drücken lässt, so dass ihrer Schwere durch Muskelspannung Gleichgewicht gehalten wird, dass man die Last mit den Muskeln sozusagen wägt, dann ist das Unterscheidungsvermögen für grosse Gewichte bedeutend feiner.

Für kleine Gewichte ist dagegen das Unterscheidungsvermögen scheinbar weniger fein als bei Auflegen auf eine unterstützte Hautfläche, was leicht begreiflich ist, wenn man bedenkt, dass man beim Aequilibriren mit den Muskeln einen Theil des Gewichtes vom Gliede selbst gleichsam mitträgt.

Es ist klar, dass bei dieser Art Gewichte zu unterscheiden, das Tastgefühl der Haut gar keine Rolle spielt, da die Gewichte gar nicht auf die Haut drücken. Man hat vielmehr hier ein Bewusstsein von dem Spannungsgrade der Muskeln, welche dem Gewichte Gleichgewicht halten, und es ist vielfach die Frage discutirt, ob dieses Bewusstsein ein unmittelbares ist von der Grösse des zu den Muskeln ausgesendeten Bewegungsimpulses, oder ob es vermittelt wird durch sensible Nerven, welche in den Muskeln und ihren Umhüllungen peripherisch enden. Diese Enden müssten durch die Spannung selbst gereizt werden, und zwar um so stärker, je höher der Spannungsgrad wäre. Die Muskeln haben zwar sensible Nerven, aber es spricht nichts dafür, dass sie durch unbedeutende Spannungen schon merklich erregt würden. Es ist daher kaum zu bezweifeln, dass die Beurtheilung der Muskelspannung auf dem unmittelbaren Bewusstsein von der Intensität des ausgesandten Bewegungsimpulses beruht.

III. Temperatursinn.

Temperaturgefühle werden nicht etwa veranlasst durch die Bewegung, welche wir Wärme nennen, als solche, sondern nur durch Aenderung der Hauttemperatur, und zwar entsteht das Wärmegefühl beim Steigen, das Kältegefühl beim Sinken der Hauttemperatur. Man kann daher bei hoher und niedriger Hauttemperatur sowohl Wärme- als Kältegefühle haben, und sie können ebenso bei jeder Hauttemperatur fehlen. Es ist bemerkenswerth, dass unter sonst ganz gleichen Umständen das Kältegefühl schneller entsteht als das Wärmegefühl. Diese Thatsache spricht sehr für die oben entwickelte Lehre, dass diese beiden Arten von Gefühlen an verschiedene Nervenapparate geknüpft sind. Die unbehaglichen Gemeingefühle des Frierens und Erhitztseins kommen vielleicht bei constanter sehr tiefer und sehr hoher Hauttemperatur zu Stande und sind wahrscheinlich physiologisch anders bedingt als die eigentlichen Wärme- und Kälteempfindungen, von denen sie sich auch subjectiv wesentlich unterscheiden.

In der Regel geht ein stationärer Wärmestrom von innen nach aussen durch unsere Hautoberfläche, was eine constante Temperatur derselben und folglich Abwesenheit aller Temperaturgefühle bedingt. Steigerung der Hauttemperatur und damit Wärmegefühl kann an einer bestimmten Hautstelle verursacht werden entweder dadurch, dass der Wärmezufluss von innen vermehrt, oder dadurch, dass der Wärmeabfluss nach aussen behindert wird. Das erstere findet namentlich bei Steigerung des Blutzuflusses zu einer Hautstelle statt. Daher ist Erröthen eines Körpertheiles, z. B. des Gesichtes — wie Jedermann weiss — mit einem Wärmegefühl verknüpft. Hemmung des Wärmeabflusses kann verursacht werden durch Steigerung der Temperatur des umgebenden Mediums, durch Berührung der Hautstelle mit anderen Medien von kleinerer Wärmecapacität oder geringerer Leitungsfähigkeit oder durch Aufhören sonstiger Wärmeabflussbedingungen, wie z. B. der Bewegung des umgebenden Mediums.

Ebenso kann Abkühlung der Haut bedingt sein einerseits durch Minderung des Wärmezuflusses von innen, daher das Erbleichen einer Hautstelle regelmässig mit Kältegefühl verbunden ist, andererseits durch Begünstigung des Wärmeabflusses, die durch entgegengesetzte Einflüsse geschieht, wie die Behinderung. Die bei weitem häufigste unter den soeben aufgezählten Ursachen eines Wärme- oder Kältegefühles ist Berührung mit einem Körper, der vermöge seiner physikalischen Beschaffenheit entweder den Wärmeabfluss hemmt oder ihn begünstigt. Natürlich wird das Wärme- oder Kältegefühl um so intensiver sein, je mehr der Wärmeabfluss behindert oder gefördert wird und je rascher daher die Temperatur der Haut steigt oder sinkt. Da nun *ceteris paribus* hierfür die Temperatur des berührenden Körpers massgebend ist, so haben wir im Tastsinne gewissermassen ein Thermometer, mittelst dessen wir beurtheilen können, welcher von zwei Körpern, die wir nach einander berühren, wärmer, welcher kälter ist. Zwar ist dies Urtheil bekanntlich häufig falsch, weil eben ausser der Temperatur auch noch andere Umstände in die Wärmeableitung eingreifen. So halten wir z. B. ein kaltes Metallstück für kälter als ein gleich kaltes Holzstück, weil die Berührung mit ersterem wegen der besseren Leitung desselben den Wärmeabfluss bedeutend mehr fördert als die Berührung mit letzterem. Wenn aber die beiden berührenden Körper gleichartig sind und sich eben nur durch ihre Temperatur unterscheiden, dann ist das Urtheil nach dem Gefühl im Allgemeinen richtig. Wenn wir z. B. denselben Finger nacheinander in Wasser von verschiedener Temperatur eintauchen, so können wir durch den Tastsinn richtig unterscheiden, welches Wasser wärmer, welches kälter ist, und zwar ist dieses

Unterscheidungsvermögen ein ausserordentlich feines: wenn es sich um Temperaturen zwischen 12,5 und 25⁰ handelt, da braucht der Temperaturunterschied nur wenige Hundertel Grade zu betragen, um merkbar zu sein. Geht man zu höheren Temperaturen, so nimmt die Feinheit der Unterscheidung rasch ab, noch rascher, wenn man zu niedrigeren Temperaturen unter 12,5⁰ herabgeht.

Auf die Intensität der Temperaturgefühle scheint auch die Grösse der gereizten Hautfläche von Einfluss zu sein; so kommt einem 36,9⁰ warmes Wasser, in welches man eine ganze Hand eintaucht, wärmer vor als 40⁰ warmes, in welches man nur einen Finger taucht.

Die grösste Empfindlichkeit für Temperaturreize hat Wange, Augenlid, äusserer Gehörgang und besonders die Zungenspitze; die Nasenschleimhaut entbehrt gänzlich der Empfindlichkeit für Wärme und Kälte, was offenbar sehr zweckmässig ist, weil sonst bei jedem Athemzuge in kühler Luft ein lästiges Kältegefühl in der Nase entstehen würde.

IV. Ortssinn.

Die Empfindung, welche der Erregung einer sensiblen Hautnervenfaser entspricht, ist im Allgemeinen verknüpft mit der Vorstellung eines bestimmten Ortes, an welchen der Verstand die Ursache dieser Empfindung versetzt. Da die Empfindung zu Stande kommt am centralen Ende der Nervenfaser und da der Vorgang an diesem centralen Ende offenbar wesentlich immer derselbe ist, die Erregung der Nervenfaser mag stattgefunden haben, wo sie wolle — irgendwo in ihrem Verlauf oder am peripherischen Ende — so muss die Vorstellung des Ortes dieselbe sein, wo auch immer der Reiz die Nervenfaser getroffen hat. Da nun im Verlaufe des normalen Lebens weitaus am häufigsten die peripherischen Enden der sensiblen Fasern die Angriffspunkte der Reize sind, so verlegen wir dahin auch stets die Ursache der Empfindungen. — Gesetz der „excentrischen Empfindung". — Darauf beruhen die bekannten Täuschungen. So z. B. wenn durch einen Stoss am Ellbogen die Fasern des *n. ulnaris* gereizt werden, glauben wir Nadelstiche in der Kleinfingergegend zu fühlen, wo diese Fasern ihr peripherisches Ende finden. Auf eine philosophische Deduction der Raumanschauung selbst, die von diesen Thatsachen allerdings ausgehen muss, kann hier nicht eingetreten werden.

Es ist von vornherein klar, dass die Vorstellung des Ortes bei Reizung von nervenreichen Hautstellen schärfer bestimmt sein kann als bei Reizung von nervenarmen. In der That, wenn ich in einer nervenreichen Hautgegend zwei Punkte nacheinander reize, so werde

ich zwei verschiedene Nervenfasern erregen, während bei Reizung ebensoweit von einander abstehender Punkte einer nervenarmen Hautgegend vielleicht immer noch dieselbe Nervenfaser erregt wird. Im ersten Falle hat also das Bewusstsein die Möglichkeit der Unterscheidung, im zweiten vielleicht nicht.

Der Versuch bestätigt dies. So z. B. kann bei successiver Berührung zweier 4,3^{mm} von einander entfernter Punkte des Handrückens schon die Verschiedenheit des Ortes wahrgenommen werden, während an dem nervenärmeren Rücken des Oberarmes hierzu eine Entfernung von 10,8^{mm} zwischen den succesiv berührten Punkten erforderlich war.

Eine andere Verfahrungsweise zur Prüfung der Feinheit des Ortssinnes besteht darin, dass man zwei Punkte der Haut einer Person gleichzeitig berührt und durch wiederholte Versuche ermittelt, wie weit sie von einander abstehen müssen, um als zwei räumlich getrennte wahrgenommen zu werden. Man kommt hierbei auf viel grössere Distanzen als bei der vorigen Versuchsweise. Bei derselben Person, von welcher die vorhin aufgeführten Zahlen gelten, mussten gleichzeitig aufgesetzte Zirkelspitzen am Handrücken 20,7^{mm}, am Rücken des Oberarms 39,7^{mm} auseinander stehen, um als deutlich getrennt wahrgenommnn zu werden.

Dies ist leicht zu begreifen, wenn man das weiter oben beschriebene anatomische Verhalten der Gefühlsnervenenden bedenkt Jede Nervenfaser versieht einen ganzen Bezirk der Haut mit empfindlichen Punkten, ein solcher heisse ein Empfindungskreis. Bei gleichzeitigem Aufsetzen zweier Zirkelspitzen ist nun klar, dass nur wenn mindestens ein solcher dazwischen Platz hat, wenn also in der Reihe der Nervenfasern mindestens eine ganz unerregt bleibt, das Bewusstsein Veranlassung hat, die Empfindungen als zwei getrennte, nicht in stetigem Zusammenhang befindliche aufzufassen. Es folgt aber hieraus nicht nothwendig, dass zwei successive Reize an verschiedenen Stellen desselben Empfindungskreises die Vorstellung genau derselben Oertlichkeit hervorrufen. In der That, wegen der Verflechtung der Endzweige der Nervenfasern greifen ihre Empfindungskreise ineinander und es liegen z. B. in dem zu einer Nervenfaser *B* gehörigen Empfindungskreise auch Enden, die zur links benachbarten Faser *A*, und solche, die zur rechts benachbarten Faser *C* gehören. Wenn also zuerst ein Punkt links im Empfindungskreise *B* gereizt wird, so werden die Fasern *B* und *A* erregt werden, wenn hernach ein mehr rechts gelegener Punkt gereizt wird, so werden die Fasern *B* und *C* erregt. Dadurch ist die Möglichkeit einer Unterscheidung gegeben. Werden aber die beiden Punkte gleichzeitig

gereizt, so werden A, B und C erregt, es ist mithin keine Lücke in der Reihe der erregten Nervenfasern und keine Veranlassung zur getrennten Wahrnehmung.

Nachstehende Tabelle giebt die kleinste Entfernung zweier gleichzeitig aufgesetzten Zirkelspitzen, wenn sie noch als getrennt wahrgenommen werden sollen, für eine grosse Anzahl verschiedener Hautstellen, die erste Spalte bei einem Erwachsenen, die zweite Spalte bei einem Knaben von 12 Jahren.

	Erwachsener	Knabe von 12 Jahren
Zungenspitze	1,1 mm	1,1 mm*)
Volarseite des letzten Fingergliedes	2,3	1,7
Rother Lippentheil	4,5	3,9
Volarseite des zweiten Fingergliedes	4,5	3,9
Dorsalseite des dritten Fingergliedes	6,8	4,5
Mittellinie des Zungenrückens 27 mm von der Spitze	9,0	6,8
Plantarseite des letzten Grosszehengliedes	11,3	6,8
Rücken des zweiten Fingergliedes	11,3	9,0
Unterer Theil der Stirn	22,6	18,0
Hinterer Theil der Ferse	22,6	20,3
Rücken der Hand	31,6	22,6
Unterarm und Unterschenkel	40,6	36,1
Fussrücken in der Nähe der Zehen	40,6	36,1
Brustbein	45,1	33,8
Rückgrat, Nacken unter dem Hinterhaupt	54,1	36,1
Rückgrat, Mitte des Rückens	67,7	31,6—40,6
Mitte des Oberarmes und Oberschenkels	67,7	31,6—40,6

Man hat endlich noch ganz directe Versuche angestellt über die Bestimmtheit der Ortsvorstellung, welche sich mit einer Tastempfindung verknüpft. Eine Person wird irgendwo mit einem in Kohlenpulver getauchten Stäbchen berührt, so dass der berührte Punkt kenntlich bleibt; sie hat dann ohne Hilfe der Augen anzugeben, wo sie berührt wurde. Natürlich wird sie dabei stets einen Fehler begehen. Bei häufiger Wiederholung stellt sich für jede Hautgegend ein bestimmter Durchschnittswerth dieses Fehlers heraus, und zwar ein um so grösserer, je nervenärmer die Gegend der Haut ist.

In nachstehender Tabelle ist eine Anzahl solcher Werthe des durchschnittlichen Fehlers verzeichnet.

*) Es hat natürlich eigentlich keinen Sinn, bei den Werthen einer Grösse, welche gar nicht so genau gemessen werden kann, Bruchtheile eines Millimeters anzugeben. Es rechtfertigt sich dies hier nur dadurch, dass die Originalangaben in Pariser Linien gemacht waren und auf Millimeter umgerechnet sind.

Mitte der Vorderseite des Oberschenkels	15,8mm
Mitte der Volarseite des Vorderarmes	8,6
Mitte des Handrückens	6,5
Mitte der Hohlhand	4,3
Volarseite der Fingerspitzen	1,1
Stirn .	6,3
Kinn .	5,4
Lippen .	1,1

V. Gemeingefühl.

Nachstehend sind noch einige das Gemeingefühl betreffende Sätze zusammengestellt, welche auf exacten Ermittelungen beruhen:

Die Temperatur, bis zu welcher die Haut erhitzt werden muss, damit Schmerz entstehe, beträgt etwa 48° C. und ist somit dieselbe, welche die Nervensubstanz in ihren Functionen beeinträchtigt. Weniger bestimmt lässt sich die untere Temperaturgrenze ermitteln, bei der Schmerz auftritt, doch scheint eine Temperatur von etwa + 12° C. hinlänglich niedrig zu sein, um bei langer Einwirkung auf grosse Hautflächen Kälteschmerz zu erregen.

Tauchen wir eine Hand in mässig heisses Wasser von etwa 50° C. ein, so ist im ersten Augenblick die Empfindung eine eigentliche Temperaturempfindung ohne Schmerz, aber sehr intensiv. Hierauf nimmt sie etwas ab, dann aber wieder zu, um sich bis zum Schmerze zu steigern.

Bedeutenden Einfluss hat die Grösse der erwärmten Hautpartie. So kann man in 48° warmes Wasser einen einzelnen Finger lange Zeit eingetaucht halten, ohne Schmerz zu empfinden. Taucht man eine ganze Hand hinein, so hat man sehr bald unerträglichen Schmerz. Aehnlich geht es mit kaltem Wasser von etwa + 9°.

Bei geringen Graden des Schmerzes kann neben demselben noch die eigentliche Temperaturempfindung bestehen und es ist in solchen Fällen möglich, Schmerz durch Wärme von Schmerz durch Kälte zu unterscheiden. Man wird sich vorstellen müssen, dass dabei andere centrale Nervenbahnen zur Vermittelung des Temperaturgefühles dienen als zu Vermittelung des Schmerzes.

Von manchen Autoren wird der Lehrsatz aufgestellt, dass Erregung irgend welcher sensiblen Nerven in ihrem Verlaufe stets nur Schmerzempfindungen und niemals gleichgiltige Tastempfindungen zur Folge habe. Dieser Satz ist aber entschieden irrig, wie man sich durch elektrische Erregung irgend eines oberflächlich gelegenen gemischten Nervenstammes, z. B. des *n. ulnaris* am Ellbogen, überzeugen kann. Wählt man den Reiz sehr schwach, so entsteht ein

sicher nicht schmerzhaftes, wenn auch eigenthümlich fremdartiges prickelndes Gefühl in der Peripherie der Nerven. Das Fremdartige des Gefühles hat offenbar seinen Grund darin, dass die Nervenelemente im gewöhnlichen Lebensverlaufe in ganz anderer Gruppirungsweise zur Erregung kommen, nämlich in derjenigen, in welcher ihre Enden in der Haut nebeneinander liegen.

2. Capitel. Geschmacksinn.

Mit der specifischen Energie des Geschmackes sind begabt erstens Fasern des *n. glossopharyngeus*, deren peripherische Enden auf dem hinteren Dritttheil des Zungenrückens (in der Gegend der *papillae circumvallatae*) auf den *arcus glossopalatini* und auf einem schmalen Streif des weichen Gaumens dicht hinter dem harten Gaumen liegen; zweitens Fasern der *chorda tympani*, welche dem *n. lingualis trigemini* sich anschliessend zu Ende gehen in einem schmalen Streif der Schleimhaut am Zungenrande beiderseits bis zur Spitze. Diese Fasern gehören übrigens auch dem *glossopharyngeus* an. Sie nehmen, von der Peripherie zum Centrum verfolgt, folgenden Weg: *chorda tympani*, *facialis*, *ganglion geniculi*, *ramus communicans facialis cum plexu tympanico*, *glossopharyngeus*. Einige andere Geschmacksnervenfasern des vorderen Zungentheiles scheinen noch einen andern Weg zum Hirn zu nehmen, nämlich durch *lingualis*, *ganglion oticum*, *petrosus superficialis minor*, *Jacobsons Anastomose*, *glossopharyngeus*. Nur die bezeichneten Theile der Mundschleimhaut sind Sitz des Geschmacksinnes und es ist dabei noch zu bemerken, dass an der Zungenspitze bei manchen Menschen die obere, bei anderen die untere Seite mit Geschmacksinn begabt ist. Alle anderen sensiblen Nerven der Mundschleimhaut, namentlich der *lingualis trigemini*, sind reine Tastnerven.

Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven ist noch nichts Sicheres bekannt, was zu physiologischen Erklärungszwecken brauchbar wäre; nur so viel lässt sich vermuthen, dass peripherische Endapparate (Geschmacksknospen etc.) bis an die Epitheloberfläche der Schleimhaut vortreten und hier den Reizen unmittelbar blossgestellt sind.

Reizbar sind diese Endapparate nur durch Elektricität und durch chemische Einwirkung. Die elektrische Reizbarkeit ist vielleicht auch nur eine beschränkte, denn man kann eigentlich nur den sauren Geschmack durch elektrische Reizung der Geschmacksnervenenden hervorbringen. Er zeigt sich jedesmal, wenn ein elektrischer Strom an

einer der oben bezeichneten Stellen der Mundschleimhaut eintritt. Wenn die Austrittsstelle des elektrischen Stromes in den Bereich der schmeckenden Theile der Mundschleimhaut fällt, so hat man ein brennendes Gefühl, das offenbar nur von der Erregung der dort endenden Tastnerven herrührt.

In ihrem Verlaufe sind ohne Zweifel die Geschmacksnervenfasern, wie andere sensible Nervenfasern, durch jeden Nervenreiz erregbar. Von der *chorda tympani* ist dies durch zahlreiche Beobachtungen erwiesen, die häufig bei Gelegenheit therapeutischer Eingriffe in die Paukenhöhle gemacht werden. Mechanische oder elektrische Reizung der Chorda daselbst ist stets von der Empfindung eines sauren Geschmackes an Rand und Spitze der Zunge begleitet. Der Stamm des Glossopharyngeus ist bei seiner tiefen Lage Reizungen nicht leicht zugänglich.

Den eigentlich adäquaten Reiz des Geschmacksinnes bildet die chemische Einwirkung gewisser Stoffe, die in wässriger Lösung mit den Nervenenden in Berührung kommen. Wie Jeder täglich erfährt, kommen je nach der Natur des wirkenden Körpers qualitativ verschiedene Empfindungen zu Stande, doch ist der Qualitätenkreis der eigentlichen Geschmacksempfindungen nicht sehr reich. Er dürfte sich beschränken auf die vier Qualitäten, welche wir im gemeinen Leben mit den Worten süss, sauer, salzig und bitter bezeichnen. Alle anderen im gemeinen Leben oft als Geschmäcke bezeichneten Empfindungsqualitäten sind entweder Zusammensetzungen aus einigen der vier genannten, oder sie gehören gar nicht dem Gebiete des Geschmacksinnes an. Da es sich aber bei den vier genannten Grundqualitäten ganz offenbar um wirklich qualitative Unterschiede handelt, so müssen wir nothwendig annehmen, dass sie auf verschiedene Nervenelemente vertheilt sind, denn die Empfindungen, welche der Erregung eines und desselben Nervenelementes entsprechen, können sich nur durch ihre Intensität, nicht durch ihre Qualität unterscheiden. Wir müssen also annehmen, dass es süss schmeckende Fasern giebt, d. h. Nervenfasern, welche, wie auch immer erregt, stets mit der Empfindung süss reagiren, dass es ebenso sauer schmeckende, salzig schmeckende und endlich bitter schmeckende Fasern giebt.

Um zu erklären, dass manche Körper süss, andere sauer, noch andere bitter schmecken, muss man dann weiter die an sich sehr wohl denkbare Annahme machen, dass die Endapparate der verschiedenen Fasergattungen eine verschiedene Beschaffenheit besitzen, so dass die einen vorzugsweise durch diese, die anderen vorzugsweise durch jene Gattung von Körpern erregt werden können.

Die verschiedenen Fasergattungen der Geschmacksnerven scheinen

theilweise ganz gröblich von einander gesondert. Namentlich scheinen die Enden der bitter schmeckenden Fasern hauptsächlich auf dem hintern Theile der Zunge zu liegen, denn vorzugsweise dort rufen die geeigneten Körper den bittern Geschmack hervor. Gestützt wird diese Hypothese von den verschiedenen Fasergattungen auch noch durch die Thatsache, dass manche Körper je nach Umständen verschiedene Geschmacksqualitäten erregen. So z. B. zeigt Schwefelsäure in nicht allzuverdünnter Lösung an der Zungenspitze neben dem sauren auch den süssen Geschmack, was sich im Sinne der Hypothese leicht so deutet, dass diese Säure bei einiger Concentration neben den sauer schmeckenden Fasern auch noch die süss schmeckenden erregt. So giebt es auch bittersüss und bittersalzig schmeckende Körper.

Wenn auch von einer theoretischen Einsicht, warum der eine Körper diese, der andere jene Geschmacksnerven vorzugsweise reizt, noch keine Rede sein kann, so sind doch einige Thatsachen sehr augenfällig, welche zu dieser Frage Bezug haben. Es giebt nämlich gewisse chemisch zusammengehörige Gruppen von Körpern, welche auch vom Geschmacksinn zusammengestellt werden. So z. B. gehören alle sauer schmeckenden Körper derjenigen Classe von Verbindungen an, welche die Chemie als Säurehydrate bezeichnet, d. h., welche ein oder mehrere Wasserstoffatome enthalten, die sich gern durch elektropositive Atome oder Atomgruppen (wie Kalium, Natrium, Alkyle) vertreten lassen. Sehr wahrscheinlich liegt gerade in dieser Eigenschaft der Grund dafür, dass diese Körper die Enden der sauer schmeckenden Fasern erregen. Freilich sind nicht alle von der Chemie zu den Säurehydraten gezählten Körper auch sauer schmeckende.

Dass die für Säurehydrate charakteristischen Wasserstoffatome für den sauren Geschmack massgebend sind, wird auch durch die quantitativen Verhältnisse der Geschmacksempfindungen bestätigt. Es schmeckt nämlich eine Lösung um so stärker sauer, je grösser die Anzahl jener Wasserstoffatome in der Volumeinheit derselben ist. Wenn wir bloss einbasische Säuren in Betracht ziehen, heisst dieser Satz so viel als „eine Säure schmeckt um so stärker sauer, je kleiner ihr Molekulargewicht ist“, denn eine um so grössere Anzahl von Molekulen mit je einem vertretbaren Wasserstoffatome enthält die Volumeinheit ihrer Lösung von bestimmtem Procentgehalt. Diesem Satze entsprechend schmeckt am stärksten sauer Chlorwasserstoffsäure, dann kommt Ameisensäure u. s. f. Die zweibasischen Säuren, bei denen jedes Molekül zwei charakteristische Wasserstoffatome enthält, treten entsprechend dem halben Molekulargewichte in die Reihenfolge. So z. B. steht die zweibasische Schwefelsäure mit dem Molekular-

gewichte 2 $\times$ 49 der Ameisensäure mit dem Molekulargewichte 46 in der Intensität des sauren Geschmacks sehr nahe. Für dreibasische Säuren ist der dritte Theil des Molekulargewichtes massgebend.

Den süssen Geschmack schreiben die meisten Autoren den mehratomigen Alkoholen zu. In der That gehören zu dieser Gruppe die am stärksten süss schmeckenden Körper, z. B. die Zuckerarten, ferner die nach dem süssen Geschmack benannten Körper Glycerin, Glykol und viele anderen. Man kann sich aber leicht überzeugen, dass auch die einatomigen Alkohole z. B. Methyl-, Aethyl-, Propyl-Alkohol süss schmecken. Man braucht nur eine Lösung dieser Körper in den Mund zu nehmen, die verdünnt genug ist, um nicht brennend auf die Gefühlsnerven zu wirken, und ausserdem die Nase zu schliessen, damit die Aufmerksamkeit nicht durch den starken Geruch abgelenkt wird. Es liegt der Gedanke nahe, bei den Alkoholen nach einer analogen Beziehung, wie bei den Säuren zu suchen, zwischen der Intensität der Geschmacksempfindung und der Anzahl von für die Alkoholnatur charakteristischen Hydroxylgruppen in der Volumeinheit der wirkenden Lösung. Versuche, welche ich gelegentlich hierüber angestellt habe, widersprechen wenigstens einer solchen Beziehung nicht. Ausser den Alkoholen giebt es übrigens noch manche anderen süssschmeckenden Körper von verschiedenartiger Zusammensetzung z. B. essigsaures Bleioxyd, Sacharin und andere. Das Sacharin (Benzoesäuresulfinid) soll 200 mal süsser schmecken als Rohrzucker.

Der salzige Geschmack kommt fast nur den leicht löslichen Neutralsalzen der Alkalien zu. Auffallend bitter schmecken neben manchen Verbindungen von unbekannter Constitution namentlich die sogenannten Alkaloide.

Sehr verschieden sind die kleinsten Mengen verschieden schmeckender Stoffe, welche eben genügen, um die betreffenden Faserenden des Geschmacksnerven zu reizen. So z. B. schmeckt Rohrzucker schon gar nicht mehr in 1 $^0/_0$ iger Lösung, während Aloëextract in 900,000-facher Verdünnung bei aufmerksamer Vergleichung mit reinem Wasser geschmeckt werden kann und bei 12,500 facher Verdünnung einen intensiv bittern Geschmack hat. Andere Körper stehen zwischen diesen Extremen, z. B. schmeckt Schwefelsäure bei 100,000 facher Verdünnung noch eben merklich sauer. Von Kochsalz bedarf es einer viel concentrirteren Lösung, mindestens 1 auf 426 Theile Wasser, und selbst davon müssen grössere Mengen in den Mund genommen werden, um eben merklichen salzigen Geschmack zu geben.

Die Erregung der Geschmacksnerven wird sehr begünstigt durch Reibung der Zunge am Gaumen. Wahrscheinlich läuft dies darauf

hinaus, dass dadurch die schmeckbaren Stoffe mit den Nervenenden mehr in Berührung kommen.

Verhältnissmässig selten wird der Geschmacksinn allein erregt. Sehr viele Stoffe nämlich, welche die Geschmacksnervenenden reizen, erregen zugleich noch andere Sinnesnerven. Bekanntlich enden in der Mundschleimhaut neben und zwischen den Geschmacksnerven zahlreiche Tastnervenfasern, welche chemischen Reizen auch blossgestellt sind, und viele Stoffe erregen sie daher mit den Geschmacksnerven gleichzeitig. Im gemeinen Leben bezeichnet man nun den ganzen Complex von Empfindungen, welcher durch die chemisch-mechanische Einwirkung eines Körpers auf die Zungenschleimhaut hervorgerufen wird, als „Geschmack"; so spricht man z. B. von einem stechend sauren Geschmack bei der Einwirkung von stärkeren Säuren. In der Wissenschaft müssen wir hier trennen den sauren Geschmack von dem stechenden Gefühl, das durch die gleichzeitige Erregung der Tastnerven bedingt ist. Man bezeichnet sogar oft als Geschmack Empfindungen, die ganz reine Tastempfindungen sind, z. B. die brennende Empfindung, welche der Pfeffer oder das Capsicum hervorruft.

Ebenso häufig verknüpfen sich Geruchsempfindungen mit dem Geschmacke und verschmelzen mit ihm zu einem Complex, welcher im Sprachgebrauche des gewöhnlichen Lebens ebenfalls als Geschmack bezeichnet wird. So spricht man vom Geschmacke der Zwiebel, man kann sich aber leicht überzeugen, dass der Geschmack der Zwiebel einfach der süsse ist, wenn man Zwiebelsaft bei geschlossener Nase auf die Zunge bringt. Die bekannte ganz eigenthümliche, fälschlich als Geschmack der Zwiebel bezeichnete Empfindung taucht erst auf, wenn man die Nase öffnet und so den von der Zwiebel entwickelten Gasen Durchtritt verstattet. Ebenso ist es mit allen anderen sogenannten aromatischen Geschmäcken, sie sind lediglich Gerüche.

3. Capitel. Geruchsinn.

Mit der specifischen Energie des Geruchs sind die *nervi olfactorii*, — das *par primum* der Gehirnnerven — begabt. Ihre Fasern endigen in der sogenannten *regio olfactoria* der Nasenschleimhaut, nämlich auf der oberen Partie der Nasenscheidewand der oberen Muschel und den obersten Theilen der mittleren Muschel. Diese Gegend der Nasenschleimhaut, welche sich schon beim Anblicke mit unbewaffnetem Auge durch ihre bräunliche Färbung von der übrigen Nasenschleimhaut

unterscheidet, trägt bekanntlich ein zartes, nicht flimmerndes Cylinderepithel. Zwischen seinen Cylindern sind die stäbchenartigen Enden der Riechnervenfasern aufgestellt. Jedes solche Stäbchen trägt Anhängsel, die über die Epitheloberfläche hervorragen. Bei manchen Thieren (z. B. beim Frosche) sind diese Anhängsel lange haarförmige Gebilde. Mit den Fasern des Olfactorius sind die stäbchenförmigen Gebilde durch Ganglienzellen verknüpft, die dicht unter dem Epithe liegen und Riechzellen genannt werden.

Der adäquate Reiz für den Geruchsnerven ist chemische Einwirkung luftförmiger Stoffe. Durch unzweideutige Versuche ist nachgewiesen, dass sonst riechbare Stoffe im flüssigen Aggregatzustande die Geruchsnervenenden nicht erregen. Ob eine Erregung dieser Nervenenden durch mechanischen, chemischen und elektrischen Reiz stattfinden könne, ist nicht ausgemacht.

Zugeführt werden die reizenden Körper den Geruchsnerven hauptsächlich durch den Einathmungsstrom. Der Ausathmungsstrom wird von der *regio olfactoria* abgelenkt durch den Keilbeinkörper, an dessen unterer Fläche er nach vorn aufsteigt und dessen vordere Fläche die *regio olfactoria* von hinten her verdeckt. In der That verursacht der Ausathmungsstrom selten merkliche Geruchsempfindungen, selbst wenn er mit riechbaren Stoffen stark beladen ist.

Vom Einathmungsluftstrom können übrigens in der Regel nur diejenigen Theile in die *regio olfactoria* gelangen, welche ganz vorn durch die Nasenlöcher eingedrungen sind. Es zieht sich nämlich an der Seitenwand der Nasenhöhle längs des Nasenrückens und dicht hinter demselben ein Wulst aufwärts, der dann umbiegend in die mittlere Muschel eingeht. Diese Einrichtung lenkt alle Luft, die nicht ganz vorn ins Nasenloch eindringt, von der *regio olfactoria* ab in den mittleren und unteren Nasengang. Man kann sich leicht durch den Versuch überzeugen, dass wirklich nur die an der Spitze ins Nasenloch eintretenden Theile des Einathmungsstromes regelmässig Geruchsempfindungen veranlassen. Man bringe nämlich unter die Nasenlöcher einen riechenden Körper und ziehe die Luft ein, während man die vorderen Theile der Nasenlöcher mit den Fingerspitzen verlegt, so wird man wenig oder gar nichts vom Geruch wahrnehmen, der sofort stark hervortritt, sowie man die vorderen Theile der Nasenlöcher wieder offen lässt.

Vermöge eines noch nicht näher erforschten Mechanismus muss durch den Schlingact bei offener Nase von den in der Mundrachenhöhle befindlichen Gasen ein Theil in die *regio olfactoria* gedrängt werden. Es ist nämlich eine bekannte Thatsache, dass wir die von den Nahrungsmitteln ausgesandten riechbaren Ausdünstungen gerade

beim Schlingen derselben am deutlichsten riechen. Hierauf beruht die schon oben (siehe S. 158) erwähnte Verknüpfung von Geschmacks- und Geruchsempfindungen.

Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dass Geruchsempfindung in einiger Intensität nur stattfindet, so lange die Luft in der Nasenhöhle in Bewegung ist. Man kann sich hiervon jeden Augenblick überzeugen, wenn man sich in einer mit stark riechenden Stoffen geschwängerten Atmosphäre befindet. Während der Einathmung ist die Geruchsempfindung lebhaft, mit dem Aufhören des Athemzuges ist sie meist wie abgeschnitten. Von Ermüdung des Geruchsnervenapparates kann diese Erscheinung nicht herrühren, denn mit Beginn eines neuen Athemzuges ist die Empfindung sofort in ihrer ursprünglichen Stärke wieder ab.

Da die Nasenschleimhaut ausser den Geruchsnervenenden noch zahlreiche Gefühlsnervenenden besitzt, so sind die Geruchsempfindungen — wie die Geschmacksempfindungen — sehr häufig mit Tastempfindungen verknüpft, nämlich allemal dann, wenn in der Athmungsluft Stoffe enthalten sind, welche sowohl die Gefühlsnervenenden als die Geruchsnervenenden zu erregen vermögen. Dies gilt namentlich von Stoffen mit energischen Verwandtschaftskräften, wie z. B. von starken flüchtigen Säuren und Basen. Nur solche Stoffe nämlich wirken reizend auf die Gefühlsnervenenden der Nasenschleimhaut. Im gemeinen Leben pflegt man in solchen Fällen den ganzen Empfindungscomplex als „Geruch“ zu bezeichnen. Bei einiger Gewöhnung an Selbstbeobachtung gelingt es aber leicht, die „stechende“ oder „prickelnde“ Gefühlsempfindung von der eigentlichen Geruchsempfindung zu trennen.

Welche chemische Eigenschaften ein gasförmiger Körper besitzen müsse, um auf die Geruchsnervenenden als Reiz wirken zu können, ist völlig unbekannt. Viele riechbare Gase sollen sich durch ein bedeutendes Wärmeabsorptionsvermögen auszeichnen.

Verschiedene riechbare Stoffe bringen bekanntlich qualitativ verschiedene Empfindungen hervor; man denke z. B. an den Geruch des Moschus, des Alkohols, des Schwefelwasserstoffes etc. An solchen untereinander unvergleichbaren Qualitäten ist der Geruchsinn ausserordentlich viel reicher als der Geschmacksinn. Eine psychologisch merkwürdige Eigenschaft des Geruchsinnes besteht darin, dass kaum jemals eine Empfindung im Bereiche dieses Sinnes, selbst wenn sie in geringer Intensität auftritt, dem Individuum ganz gleichgiltig ist, vielmehr sind die Geruchsempfindungen stets entweder mit Wohlgefallen oder mit Widerwillen verknüpft. In nicht ganz so hohem Grade kommt bekanntlich auch dem Geschmacksinne diese Eigenheit

zu, während auf dem Gebiete der anderen Sinne unzählige Empfindungen den Willen nicht afficiren.

Die Intensität einer Geruchsempfindung hängt *ceteris paribus* davon ab, welche Menge des riechbaren Stoffes in der Zeiteinheit mit der *regio olfactoria* der Nasenschleimhaut in Berührung kommt. Die kleinste Menge, welche genügt, eine merkliche Empfindung zu erregen, ist für verschiedene riechbare Körper sehr verschieden und für viele ganz erstaunlich gering. Von einigen Merkaptanen und von Chlorphenol genügt nachweislich $^1/_{4,600,000}$ Milligramm um Geruchsempfindung zu erregen. Aeltere Versuche mit Moschus sind weniger werthvoll, weil die Bestimmung von Moschusdampfmengen zu unsicher sind. Vom Brom ist $^1/_{600}{}^{mgr}$ hinreichend, um Geruchsempfindung zu erregen, und eine Luftmasse, die $^1/_{200000}$ ihres Volumens Bromdampf enthält, riecht noch deutlich, dagegen riecht eine Luftmasse, die nur $^1/_{2500000}$ Bromdampf enthält, nicht mehr. Ammoniak ist schon in 33000facher Verdünnung nicht mehr zu riechen.

4. Capitel. Gehörsinn.

Mit der specifischen Energie der Schallempfindung ist das par VIII der Hirnnerven (*n. acusticus*) begabt. Dieser Nerv findet, wie die Anatomie lehrt, nach kurzem Verlaufe sein Ende in einigen Hohlräumen des Felsenbeines, dem sogenannten Labyrinth des Ohres. Hier sind die Enden der Nervenfasern mit sehr merkwürdigen Bildungen verknüpft, die weiter unten beschrieben werden sollen, wo von ihrer muthmasslichen physiologischen Bedeutung die Rede sein wird. Die Hohlräume des Labyrinthes sind mit Flüssigkeit erfüllt, in welche die Nervenenden mit jenen Anhangsgebilden eingetaucht sind.

Den adäquaten Reiz für die Gehörnervenenden bilden schwingende Bewegungen der Anhangsgebilde, in welche dieselben regelmässig durch äussere Anstösse versetzt werden. In weniger häufigen Fällen können sich solche Anstösse direct von schwingenden festen Körpern auf die Kopfknochen fortpflanzen, wie z. B. wenn man eine tönende Stimmgabel an die Zähne oder auf den Schädel drückt. Dass sich in solchen Fällen die Schwingungen genau in ihrem ursprünglichen Rhythmus den fraglichen Anhangsgebilden des Gehörnerven mittheilen, ist ohne Weiteres selbstverständlich, da sie an den Schädelknochen befestigt sind. In weitaus den meisten und für den Gebrauch des Gehörsinnes wichtigsten Fällen handelt es sich aber darum, die Anhangsgebilde des Gehörnerven durch Luftschwingungen in Be-

wegung zu setzen. Diese pflanzen sich ja natürlich auch durch Haut und Knochen des Kopfes zu den Enden des Hörnerven fort, aber in der zum Hören erforderlichen Stärke nur dann, wenn die Schwingungen selbst sehr stark sind. Sollen dagegen sehr schwache Luftschwingungen noch mit Sicherheit auf die Hörnervenenden wirken, so reicht die Fortpflanzung durch den Kopf nicht aus und es bedarf daher besonderer Uebertragungsapparate. Die Untersuchung ihrer Wirkungsweise ist die erste Aufgabe der Physiologie des Gehörsinnes.

Vom Grunde der Ohrmuschel geht ein aus der täglichen Anschauung allgemein bekannter, einige Centimeter langer Kanal einwärts — der sogenannte *meatus auditorius externus.* In der Tiefe ist er geschlossen durch eine Membran — das sogenannte Paukenfell — welches den Gehörgang trennt von einem andern, mit Luft gefüllten Hohlraum, welcher im Innern des Felsenbeines eingeschlossen ist. Dieser als „Paukenhöhle" bezeichnete Raum steht durch einen engen Kanal — die *tuba Eustachii* — mit dem Rachenraum in Verbindung. Daher kann sich die Spannung der Luft in der Paukenhöhle stets ausgleichen mit der Spannung der äusseren Atmosphäre.

Bekanntlich gerathen Membranen sehr leicht selbst in Schwingungen, wenn die Luft schwingt, in welcher sie ausgespannt sind. In der That muss ja die Membran jedesmal eingedrückt werden, wenn die angrenzende Luftschicht in Folge ihres Schwingungszustandes dichter wird, und sie muss herausgewölbt werden, wenn die Luftschicht dünner wird.

Es ist also ersichtlich, dass auch das Paukenfell in Schwingungen gerathen muss, wenn wellenartig sich verbreitende Luftoscillationen, sogenannte „Schallschwingungen", sich zum Ohre fortpflanzen. Die Schwingungen des Paukenfelles müssen um so energischer sein, als sich der äussere Gehörgang in der Ohrmuschel ein wenig trichterförmig erweitert und mithin mehr Schallstrahlen auf das Paukenfell concentrirt werden, als auf dasselbe fallen würden, wenn es ihnen unmittelbar ausgesetzt wäre.

Die mechanische Betrachtung in Uebereinstimmung mit dem Versuche zeigt, dass im Allgemeinen eine Membran *ceteris paribus* um so weniger stark in Mitschwingungen geräth, je stärker sie gespannt ist. Wenn daher das Paukenfell allzustark gespannt ist, so wird die Uebertragung der Luftschwingungen auf dasselbe und somit das feine Hören, dessen unerlässliche Bedingung diese Uebertragung ist, beeinträchtigt. Eine solche allzu starke Spannung des Paukenfelles tritt oft auf folgende Art ein. Wenn durch Schleimhautwulstung oder Sekret die *tuba Eustachii* verstopft ist, so ist die Communication der Luft in der Paukenhöhle mit der äusseren Luft abgeschnitten.

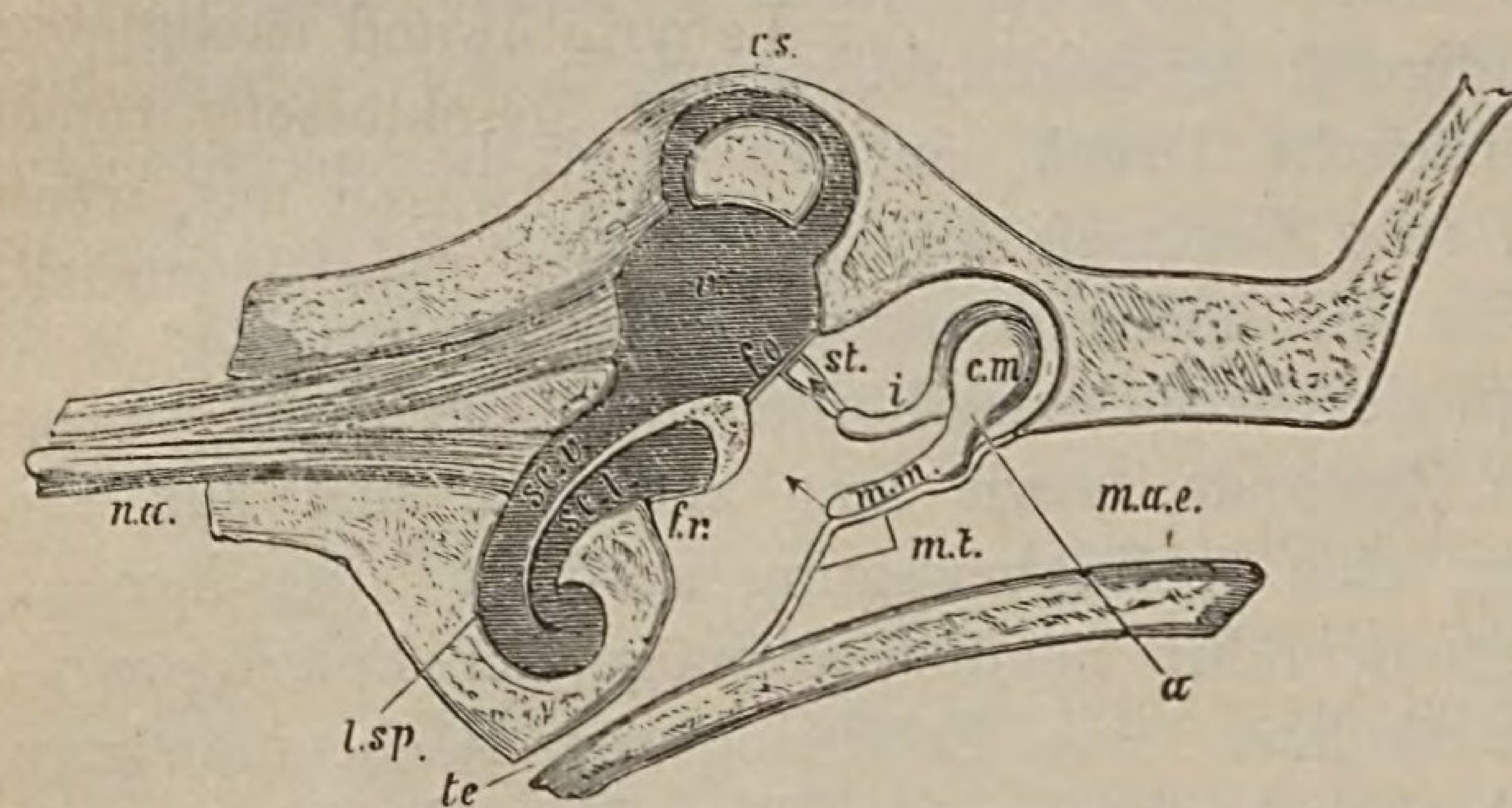
Die Paukenhöhlenluft wird von den Blutgefässen theilweise absorbirt, der Druck in der Paukenhöhle sinkt und das Paukenfell wird einwärts gedrückt und damit stärker gespannt. Dies ist die Erklärung der so häufigen Harthörigkeit bei Katarrhen der Rachenhöhlenschleimhaut. Den geschilderten Zustand kann man auch willkürlich hervorrufen, wenn man bei gesperrten Nasenlöchern eine Schlingbewegung ausführt. Dabei wird nämlich die Luft in der Rachenhöhle verdünnt und mithin die Paukenhöhle gleichsam ausgepumpt. Tritt nun nach Beendigung der Schlingbewegung in der Rachenhöhle wieder der atmosphärische Druck ein, so wird die spaltförmige Rachenmündung der *tuba Eustachii* gleichsam ventilartig geschlossen und es erhält sich so die Luftverdünnung in der Paukenhöhle und eine dadurch bedingte deutliche Schwerhörigkeit. In der Regel weicht diese dem normalen Zustande, sowie man abermals, und nun bei offenen Nasenlöchern, eine Schlingbewegung ausführt. Der Mechanismus dieser Bewegung führt nämlich vermöge der Befestigungsweise der Gaumenmuskulatur eine Eröffnung der Rachenmündung der *tuba Eustachii* herbei durch einen im Einzelnen allerdings noch nicht ganz aufgeklärten Mechanismus.

Das Paukenfell ist übrigens nicht eine einfach in einer Ebene ausgespannte Membran, vielmehr ist, wie aus der Anatomie bekannt, das Paukenfell gegen die Paukenhöhle trichterförmig eingezogen und ein Radius ist durch den eingewebten Hammerstiel der Dehnbarkeit und Biegsamkeit beraubt. Diese Form hat eine grosse Wichtigkeit für die Function. Es lässt sich nämlich theoretisch sowohl als experimentell zeigen, dass eine so gestaltete Membran Schwingungen von jedem beliebigen Tempo und Rhythmus gleich gut annimmt, während eine ebene Membran diejenigen Schwingungen besonders begünstigt, deren Tempo mit dem Tempo ihrer Eigenschwingungen übereinstimmt. Ferner hat die trichterförmige Gestalt zur Folge, dass ihre Spitze zwar kleinere Excursionen als unter sonst gleichen Umständen die Mitte einer ebenen Membran macht, dass aber diese kleineren Excursionen mit grösserer Kraft ausgeführt werden.

In der Paukenhöhle liegt das System der drei Gehörknöchelchen, Hammer, Ambos, Steigbügel, so geordnet, wie in der Fig. 15 angedeutet ist, welche einen der Antlitzfläche parallelen Schnitt durch das Gehörorgan schematisch darstellt. Hammer und Ambos bilden vermöge ihrer Befestigung an der Wand der Paukenhöhle annähernd ein System, welches drehbar ist um eine Axe, die ziemlich wagrecht von vorn nach hinten tangential am oberen Rande des Paukenfelles hinläuft. Diese Drehungsaxe schneidet daher die Ebene der Zeichnung

senkrecht im Punkte *a*. Ganz absolut fest ist zwar der Ambos nicht mit dem Hammer verbunden, sondern durch ein Gelenk, aber bei den Drehbewegungen um die ebengenannte Axe wird wahrscheinlich die Beweglichkeit des Gelenkes nicht sehr in Anspruch genommen. Vollkommen ist der Mechanismus des Gelenkes noch nicht aufgeklärt. So viel ist indessen sicher, wenn die Spitze des Hammerstieles in der durch den Pfeil bei *m m* (Fig. 17) angedeuteten Bahn hin- und hergeht, so muss, vermöge der Verbindung zwischen Hammer und Ambos, die Spitze des langen Ambosfortsatzes eine ähnliche Bewegung ausführen in einer Bahn, die ebenfalls durch einen in den Steigbügel eingezeichneten Pfeil angedeutet ist. Nur sind die Excursionen dieser letzteren Bewegungen — einerseits wegen der geringeren Entfernung des Punktes von der Drehungsaxe, andererseits vielleicht aber auch vermöge der Gelenkseinrichtung — kleiner als die Excursionen der Hammerstielspitzen.

Fig. 17.



Der Antlitzfläche paralleler schematischer Durchschnitt durch das Gehörorgan. — Lufträume: weiss gelassen. — Wassergefüllte Räume: wagrecht schraffirt. — Knochenschnitt gefleckt. — *c. s.* Bogengang. — *v.* Vorhof. — *f. o.* Ovales Fenster. — *f. r.* Rundes Fenster. — *sc. v.* Vorhofstreppe. — *sc. t.* Paukentreppe der Schnecke. — *l. sp.* Spiralblatt. — *n. a.* Gehörnerv. — *st.* Steigbügel. — *i.* Ambos. — *c. m.* Hammerkopf. — *m. m.* Hammerstiel. — *a.* Axe des Hammers. — *t. e.* Eustachische Röhre. — *m. t.* Paukenfell. — *m. a. e.* Aeusserer Gehörgang.

Der Hammerstiel ist gleichsam als ein Radius in das Paukenfell eingewebt, so dass die Spitze des Hammerstieles die Mitte des Paukenfelles einnimmt. Wenn daher das letztere unter dem Einflusse von Luftschwingungen abwechselnd tiefer und weniger tief eingedrückt wird, so kann der Hammer diese Bewegung vermöge seiner Drehbarkeit um die oben bezeichnete Axe mitmachen, ohne sie im Mindesten zu beschränken. Es wird mithin die beschriebene Einrichtung gerade geeignet sein, die Schwingungen des Paukenfelles in verkleinertem Maassstabe auf die Spitze des langen Ambosfortsatzes zu übertragen. An dieser letzteren ist aber in der aus Fig. 17 ersichtlichen Weise der Steigbügel befestigt. Dieses Knöchelchen wird also, wenn die Ambosspitze in ihrer Ebene hin- und hergeht, fast in seiner eigenen Ebene parallel mit sich selbst hin- und hergeschoben werden. Die Fussspalte des Steigbügels ist nun mittelst

eines membranösen Saumes in eine Oeffnung des Labyrinthes, das sogenannte ovale Fenster eingefügt. Er wird hier spitzenstempelartig abwechselnd tiefer eingedrückt und herausgezogen, wenn er durch die schwingende Ambosspitze hin- und hergezogen wird. Dabei wird natürlich das Labyrinthwasser in Schwingungen gerathen, indem es beim Eintreiben des Steigbügels vom ovalen Fenster verdrängt wird und beim Ausziehen desselben wieder dahin zurückströmt. Diese Bewegungen des Labyrinthwassers wären jedoch nicht möglich, wenn nicht noch eine andere Stelle der Labyrinthwand nachgiebig wäre. Diese Stelle ist das mit einer Membran geschlossene runde Fenster (*f r* Fig. 17). Dahin weicht das Labyrinthwasser aus, wenn es durch Eindrängen des Steigbügels vom ovalen Fenster zurückgedrängt wird. Dies ist nicht eine blosse theoretische Folgerung aus den anatomischen Anordnungen. Man hat vielmehr direct beobachtet, dass die Membran des runden Fensters sich gegen die Paukenhöhle vorwölbt, sowie das Paukenfell und folgeweise Hammerstiel, Ambosspitze und Steigbügel einwärts gedrückt werden.

Der Weg vom ovalen Fenster zum runden Fenster geht durch den Theil des Labyrinthes, welcher wegen seiner Gestalt als Schnecke bezeichnet wird. In diesem Theile wird deshalb auch das Wasser wohl vorzugsweise durch die Schallschwingungen erschüttert. In Fig. 17. ist bei *sc. v.* und *sc. t.* der Schneckenkanal angedeutet, jedoch muss man ihn sich in Wirklichkeit in $2^1/_2$ Windungen spiralig aufgewunden denken. Man sieht, wie dieser Kanal durch eine Scheidewand (*l. sp.* Fig. 17) in zwei Abtheilungen (die *scala vestibuli* und *scala tympani*) gebracht ist, die aber an der Kuppe mit einander communiciren. Der Weg vom ovalen Fenster geht also zunächst in der *scala vestibuli* zur Kuppe der Schnecke und von da durch die *scala tympani* zum runden Fenster. Doch braucht die Verschiebung des Schneckenwassers vom ovalen zum runden Fenster nicht durchaus dieser Bahn zu folgen, denn die Scheidewand ist der Breite nach zur Hälfte biegsam (*lamina spiralis membranacea*), wenn also der Druck vom ovalen Fenster her wächst, so wird Raum geschafft durch Niederdrücken dieser Scheidewand nach der *scala tympani*, aus welcher das verdrängte Wasser nach dem runden Fenster hin entweicht — und *vice versa.* Man sieht also, dass Schwingungen des Steigbügels die *lamina spiralis* in entsprechende Schwingungen versetzen können.

Das Gesammtergebniss der vorstehenden Betrachtungen ist somit dieses: Wenn die Luft vor dem Ohre durch Oscillationen eines elastischen Körpers in sogenannte Schallschwingungen versetzt wird, so geräth das Paukenfell in genau entsprechende Schwingungen und

diese übertragen sich durch Vermittelung der Gehörknöchelchen und des Labyrinthwassers mit genauer Beibehaltung ihres Rhythmus, jedoch in verkleinertem Maassstabe, auf die *lamina spiralis membranacea* der Schnecke. Da auf dieser die Enden eines grossen Theiles der Gehörnervenfasern ausgebreitet sind, so ist ersichtlich, wie diese durch Luftschwingungen mechanisch erregt werden können, und dass mithin Schallwellen der Luft eine Gehörsempfindung veranlassen können.

In den Paukenapparat greifen zwei willkürliche Muskelchen ein, die Sehne des einen springt quer durch die Paukenhöhle und setzt sich an den Hammerstiel. Die Zusammenziehung dieses Muskels wird also den Hammerstiel nach innen ziehen und somit das Paukenfell stärker spannen. Die Bedeutung dieses Muskels, des sogenannten *tensor tympani*, könnte darin bestehen, dass er bei allzustarken Luftschwingungen die Beweglichkeit des Paukenfelles verminderte. Man will sogar gesehen haben, dass bei Thieren (Hunden und Katzen) der *tensor tympani* bei jeder starken Reizung des *n. acusticus* eine reflectorische Zuckung ausführt, nicht aber in Tetanus geräth. Für sicher bewiesen kann indessen diese Behauptung nicht gelten. Noch weit weniger kann man sich Rechenschaft geben von der Bedeutung des *musculus stapedius*, dessen Sehne von hinten her am Köpfchen des Steigbügels angreift.

Mit der Erkenntniss, dass durch Schallschwingungen der Luft die Enden des Gehörnerven erschüttert und mithin erregt werden können, ist die Aufgabe der Physiologie des Gehörsinnes erst zum Theil gelöst. Es gilt vielmehr noch zu erklären, wie durch verschiedene Arten von Schallwellen verschiedene Arten von Gehörsempfindungen hervorgebracht werden. Eine Unterscheidung der Gehörsempfindung ist leicht zu verstehen. Es ist nämlich ohne Weiteres klar, dass die Unterschiede der Intensität der Gehörsempfindungen mit den Unterschieden der Amplitude der erregenden Luftoscillationen in ursächlichem Zusammenhange stehen. Denn je grösser die erregenden Luftschwingungen sind, um so energischer werden auch die zuletzt den Nervenenden mitgetheilten Bewegungen sein, um so höher also auch der Erregungsgrad derselben und dieser ist massgebend für die Intensität der Empfindung.

Ausser den Unterschieden der Intensität kommen aber auf dem Gebiete der Gehörsempfindungen verschiedenartige qualitative Unterschiede vor, deren Erklärung nicht so auf der Hand liegt. Vor Allem ergiebt die oberflächlichste Selbstbeobachtung, dass die Gehörsempfindungen in zwei grosse Classen zerfallen: die „Geräusche“ und die „Klänge“. Schon subjectiv machen die Geräusche mehr den Eindruck des Unregelmässigen, und es zeigt sich auch leicht,

dass in der That eine Geräuschempfindung unregelmässigen Luftschwingungen ihre Entstehung verdankt, während eine Klangempfindung allemal dann zu Stande kommt, wenn die erregenden Luftbewegungen genau periodisch wiederkehrende regelmässige Bewegungen sind.

Da das genau Regelmässige selbstverständlich der Untersuchung geringere Schwierigkeiten bietet, so soll zunächst nur die Klangempfindung Gegenstand der Betrachtung sein. Jedem mit gesundem Gehörorgan begabten Menschen ist unmittelbar anschaulich, dass die Klangempfindungen unter zwei verschiedenen Gesichtspunkten qualitativ verglichen werden können. Der erste ist nach der Ausdrucksweise der Wissenschaft wie des gemeinen Lebens der Gesichtspunkt der „Höhe". So sagt man z. B. der Klang einer kurzen Pfeife ist „höher" als der, welchen eine lange hören lässt. Man kann unter diesem Gesichtspunkte alle möglichen Klänge in eine stetige Stufenfolge einordnen, so dass der nachfolgende immer höher ist, als der in der gewählten Anordnung vorangehende. Man wird aber bald bemerken, dass es mehrere Klänge geben kann, welche in der fraglichen Anordnung auf dieselbe Stufe zu stellen sind — das heisst unter dem Gesichtspunkt der Höhe nicht zu unterscheiden sind — welche aber dennoch unter einem andern Gesichtspunkte einen wesentlichen qualitativen Unterschied zeigen, der sich in Worten nicht beschreiben, sondern nur unmittelbar anschauen lässt. Wenn man z. B. eine Geigensaite einmal mit dem Finger zupft, das andere Mal mit dem Bogen streicht, so lässt sie beide Male einen Klang von derselben Höhe hören, aber diese beiden Klänge sind doch, wenn sie auch mit derselben Intensität erklingen, sehr verschieden von einander. Andere Beispiele dieses Unterschiedes bietet dieselbe Note auf verschiedenen musikalischen Instrumenten gespielt oder in verschiedenen Vokalen gesungen. Man nennt diesen Unterschied den des „Timbres" oder der „Klangfarbe".

Achten wir zunächst nur auf den Unterschied der Höhe, so ist durch bekannte Versuche leicht zu beweisen, dass er entspricht dem Unterschiede der Häufigkeit der regelmässigen Schwingungen, durch welche die Klangempfindungen hervorgerufen sind. Je häufiger die Schwingungen der Luft sind, desto höher ist die dadurch bedingte Klangempfindung.

Nach den früher festgestellten Principien ist es nicht denkbar, dass durch Erregung ein und derselben Nervenfaser qualitativ verschiedene Empfindungen entstehen, vielmehr müssen wir annehmen, dass, wo zwei Empfindungen sich wirklich qualitativ unterscheiden, mindestens zwei verschiedene Nervenfasern betheiligt sind. Eine

Hypothese, welche die Höhenunterschiede begreiflich machen soll, muss also erklären, wie es möglich wäre, zu denken, dass je nach der Häufigkeit der Luftschwingungen verschiedene Fasern des *n. acusticus* gereizt werden. Nun wurde oben gezeigt, dass Luftschwingungen, ihre Anzahl in der Zeiteinheit mag sein, welche sie wolle, stets durch die Bewegungen des Steigbügels das Labyrinthwasser, resp. die Nervenenden daselbst erregen. Es gilt also, denkbar zu machen, dass je nach der Anzahl der Stösse des Steigbügels in der Zeiteinheit das Labyrinthwasser resp. die *lamina spiralis* bald hier bald dort in die stärkste Bewegung geräth, d. h. bald die hier, bald die dort liegenden Nervenenden am heftigsten erregt werden.

Etwas derart ist nun sehr leicht denkbar, wenn wir das Princip der „Resonanz“ zu Hilfe nehmen. Bekanntlich versteht man unter Resonanz folgende Erscheinung. Man stelle sich einen elastischen Körper vor, welcher, aus seiner Gleichgewichtslage gebracht und dann sich selbst überlassen, in tönende Schwingungen geräth, denen natürlich eine ganz bestimmte Frequenz zukommt, z. B. eine über einen Resonanzboden gespannte Saite oder eine auf einem Resonanzkasten stehende Stimmgabel. Erregt man jetzt in der Nähe dieses Körpers durch einen beliebigen andern tönenden Körper Luftschwingungen, so geräth der erstere allemal dann in lebhafte Mitschwingungen, wenn die Häufigkeit der erregenden Luftschwingungen übereinstimmt mit der Häufigkeit derer, welche er selbst ausführen kann. Wenn dagegen die Zahl der erregenden Schwingungen in der Secunde eine bedeutend abweichende ist, dann bleibt der fragliche Körper, von gewissen Ausnahmefällen abgesehen, in Ruhe. Die erregenden Schwingungen brauchen übrigens dem elastischen Körper nicht nothwendig durch die Luft, sie können ihm auch durch ein anderes Medium zugeführt werden.

Stellen wir uns jetzt ein System solcher elastischen Körper vor, deren Schwingungszahlen eine Reihe mit kleinen Unterschieden bilden. Es sei z. B. die Zahl der Schwingungen, welche der erste angestossen und sich selbst überlassen ausführen würde = 100, die entsprechende Zahl für den zweiten 110, für den dritten 120 u. s. w. bis zu mehreren Tausenden. Wenn jetzt in der Nähe dieses Systems irgend ein Klang erklingt, so wird immer mindestens einer der Körper in Schwingungen gerathen, nämlich der, dessen Schwingungszahl am nächsten mit der Schwingungszahl der erregenden Luftbewegung übereinstimmt. Von der Richtigkeit dieses Satzes kann man sich am Clavier leicht überzeugen, dessen Saiten ja annähernd ein System von elastischen Körpern der beschriebenen Art darstellen. Setzt man auf den Resonanzboden eines Clavieres, dessen Dämpfer aufgehoben sind,

den Stiel einer angeschlagenen Stimmgabel, so werden sofort diejenigen Saiten in Schwingungen gerathen, deren Schwingungszahl mit derjenigen der Stimmgabel genau oder nahezu übereinstimmt — die auf denselben Ton abgestimmt sind — während die sämmtlichen übrigen Saiten in Ruhe bleiben.

Dass Schwingungen von verschiedener Frequenz einen qualitativ verschiedenen Eindruck machen, würde somit leicht erklärbar sein, wenn wir annehmen dürften, dass im Labyrinth eine dem Saitensystem eines Clavieres analoge Einrichtung vorhanden wäre, d. h. ein System von elastischen Körpern, deren Schwingungszahlen eine regelmässige Reihe mit kleinen Unterschieden bildeten; und wenn wir ferner annehmen dürften, dass mit jedem dieser Körper ein besonderes Nervenfaserende in solcher Verbindung stände, dass es erregt würde, wenn dieser Körper in Schwingungen geräth. Zu einer solchen Annahme bietet aber in der That die Anatomie einige Anhaltspunkte. Denkt man sich nämlich den Schneckenkanal gerade ausgestreckt, so würde die *lamina spiralis membranacea* einen Bandstreif darstellen, der an Breite von der Kuppel nach dem runden Fenster hin, stetig abnimmt. Ein solcher Membranstreif verhält sich aber bezüglich des Mitschwingens ganz wie das Saitensystem eines Clavieres, wenn in ihm die Spannung der Quere nach vorherrscht. Bei der *lamina spiralis membranacea* scheint dies Letztere wirklich stattzufinden. Es steht also nichts der Annahme im Wege, dass, je nachdem der Steigbügel so oder so viele Male in der Secunde hin- und hergeht, diese oder jene Gegend der *lamina spiralis* besonders stark in Bewegung kommt. Im Besonderen müssten wir annehmen, dass bei weniger häufigen Schwingungen eine der Kuppel benachbarte breitere (den langen Saiten des Claviers entsprechende) Partie der *lamina spiralis* schwingt, bei häufigeren Schwingungen des Steigbügels eine mehr nach dem runden Fenster hin gelegene.

Auf der *lamina spiralis membranacea* sind nun die Nervenenden in regelmässiger Reihe nebeneinander gelagert, und wenn nur e i n e Stelle dieser Membran stark schwingt, wird auch nur e i n e Gruppe von Nervenfasern erregt. Es wird also nach den vorstehenden Auseinandersetzungen für jede bestimmte Schwingungszahl eine besondere Gruppe von Nervenfasern erregt werden, und es ist dadurch erklärlich, dass jeder besonderen Schwingungszahl eine besondere Qualität (Höhe) der Klangempfindung entspricht. Namentlich wäre anzunehmen, je näher eine Nervenfaser der Kuppel der Schnecke endigt, desto tiefer wäre die Klangempfindung, welche ihrer Erregung entspricht oder ihre besondere specifische Energie bildet.

Die Schwingungszahl der tiefstgestimmten Fasern der *lamina*

spiralis (in der Kuppel der Schnecke) muss — wofern überall die vorliegende Hypothese richtig ist — etwa 30 in der Secunde betragen, die Schwingungszahl der höchstgestimmten Fasern (bei der *fenestra rotunda*) etwa 16,000 in der Secunde. Zwischen diesen Grenzen muss nämlich die Zahl der Luftschwingungen eingeschlossen sein, wenn sie eine bestimmte Klangwahrnehmung veranlassen sollen. Der Paukenapparat kann unzweifelhaft noch langsamere und raschere Schwingungen auf das Labyrinthwasser übertragen, und dass sie keine bestimmte Klangwahrnehmung veranlassen, muss daher rühren, dass keine für sie abgestimmten Theile des Resonanzapparates vorhanden sind, vermöge deren sie eine besondere Gruppe von Nervenfasern vorwiegend erregten.

Die in Rede stehende Hypothese hat den Vorzug, dass durch sie zugleich auch die Unterscheidung des „Timbres" oder der „Klangfarbe" erklärlich wird.

Schon *per exclusionem* ist zu beweisen, dass der Unterschied des Timbres zweier Klänge von gleicher Höhe entsprechen muss dem Unterschiede in der Art des Hin- und Hergehens der schwingenden Theilchen innerhalb einer Periode, denn dies ist der einzige Unterschied, der noch denkbar ist, zwischen zwei schwingenden Bewegungen, die bezüglich ihrer Häufigkeit und Intensität übereinstimmen. So können z. B. bei zwei schwingenden Bewegungen die Theilchen zwischen denselben äussersten Lagen hundertmal in der Secunde hin- und hergehen, aber bei der einen gehen sie gleichmässig hin und her, bei der andern gehen sie langsam hin und schnell zurück, oder bei der zweiten gehen sie vielleicht mit mehreren Absätzen hin und zurück. Man sieht, dass hier noch eine unendliche Mannigfaltigkeit in dem, was man die „Form" der Schwingung nennt, bei gleicher Frequenz denkbar ist. Ihr entspricht also die unendliche Mannigfaltigkeit der Klangfarbe bei gleicher Höhe.

Unter den unendlich vielen möglichen Schwingungsformen ist besonders hervorzuheben die des „pendelartigen" Hin- und Hergehens — so genannt, weil in dieser Form sich jeder Punkt eines Pendels bei kleinen Excursionen bewegt. Wenn in einem Schallwellenzuge die Lufttheilchen in irgend einer andern Form oscilliren, so kann man nach einem wichtigen Satze der Mechanik die Bewegung zerlegen in eine Anzahl pendelartiger Schwingungen, deren Schwingungszahlen die Vielfachen der gegebenen Schwingungszahl sind — das Einfache mit eingerechnet. Mit anderen Worten: Es lässt sich stets ein System von Schwingungsursachen denken, deren jede für sich eine einfache pendelartige Schwingung hervorbringen würde, die zusammenwirkend der Luft denjenigen Schwingungszustand

von complicirterer Form beibringen würden, welcher in Wirklichkeit besteht.

Ein concretes Beispiel wird die Sache deutlicher machen. Man schlage eine Claviersaite, welche auf die Note c gestimmt ist, d. h. 128 Schwingungen in der Secunde vollführt, in ein Siebentel ihrer Länge mit dem Hammer derart an, dass der Hammer etwa $^1/_{600}$ Secunde mit der Saite in Berührung bleibt — wie dies vermöge der üblichen Einrichtung der Claviere beim Anschlagen der betreffenden Tasten wirklich geschieht — dann lässt sich mathematisch zeigen und experimentell nachweisen, dass die ziemlich complicirte Schwingungsform, in welche die Theilchen der Saite gerathen und mithin die Lufttheilchen versetzen, auch folgendermassen hervorgebracht werden könnte. Man müsste sechs Ursachen zusammenwirkend denken, deren jede einfach pendelartige Schwingungen erregt, und zwar

die	1te	1 × 128	in 1′	mit	der	Amplitude	100	
„	2te	2 × 128	„	„	„	„	249	
„	3te	3 × 128	„	„	„	„	242,0	
„	4te	4 × 128	„	„	„	„	118,9	
„	5te	5 × 128	„	„	„	„	26,1	
„	6te	6 × 128	„	„	„	„	1,3	

Man pflegt dies auch so auszudrücken: Die Schwingungsform der in gedachter Weise angeregten Claviersaite lässt sich zerlegen in sechs Componenten von den respectiven Intensitäten und Noten

c	$\bar{c}$	$\bar{g}$	$\bar{\bar{c}}$	$\bar{\bar{e}}$	$\bar{\bar{\bar{g}}}$	(Tonhöhe).
100	249	242,9	118,9	26,1	1,3	(Intensität).

Liesse man also sechs Stimmgabeln, die auf die bezeichneten Noten gestimmt sind, nebeneinander schwingen mit Intensitäten, wie sie den untergeschriebenen Zahlen entsprechen, so würde ein entferntes Lufttheilchen in denselben Schwingungszustand gerathen, in welchen es die Claviersaite versetzt. In anderen Fällen lässt sich das Problem der Zerlegung nicht in so bestimmten Zahlen lösen, aber immer ist die Lösung principiell möglich.

Diese Darstellung complicirterer Schwingungsformen durch Zerlegung in pendelartige Componenten, deren Schwingungszahlen die Vielfachen der gegebenen Schwingungszahl sind, erscheint zwar zunächst als eine blosse mathematische Fiction, aber bei der Resonanz gewinnt sie eine physikalische Bedeutung. Ein des Mitschwingens fähiger Körper geräth nämlich nicht blos dann in Mitschwingungen, wenn die Zahl der erregenden Oscillationen mit der Zahl seiner Eigenschwingungen selbst genau oder nahezu übereinkommt (siehe

S. 167), sondern auch dann, wenn unter den **Componenten** der erregenden Oscillationsbewegung eine in genügender Stärke vorhanden ist, deren Schwingungszahl der Zahl der Eigenschwingungen des fraglichen Körpers sehr nahe liegt.

Die Schwingungen der vorhin gedachten Claviersaite würden also z. B. nicht blos eine auf c gestimmte Stimmgabel zur Resonanz anregen, sondern noch mehr eine auf $\bar{c}$, $\bar{g}$ oder $\bar{\bar{c}}$ abgestimmte, weniger eine auf $\bar{\bar{e}}$ gestimmte und kaum merklich eine auf $\bar{\bar{g}}$ gestimmte.

An einem Clavier kann man sich leicht von der Richtigkeit dieses Satzes überzeugen. Man singe z. B. gegen den Resonanzboden eines Claviers bei aufgehobenen Dämpfern kräftig den Vocal a auf die Note c, dann wird nicht nur die auf c, sondern es werden auch die auf $\bar{e}$ $\bar{g}$ $\bar{\bar{c}}$ etc. gestimmten Saiten erklingen. In der Schwingungsform, die durch die menschliche Stimme erzeugt wird, sind nämlich alle diese Componenten stark vertreten.

Wenden wir den vorstehend erläuterten Satz an auf den dem Clavier analogen hypothetischen Apparat in der Schnecke. Wenn eine oscillatorische Bewegung der Luft von anderer als einfach pendelartiger Form zum Ohre fortgepflanzt wird, dann wird nicht nur eine Abtheilung der *lamina spiralis* in Schwingungen versetzt werden, sondern alle diejenigen Abtheilungen, deren Stimmung den einfach pendelartigen Componenten der gegebenen Bewegung entspricht. Es werden mithin mehrere gesonderte Gruppen von Nervenfasern erregt werden.

Es ist demnach eine nothwendige Folgerung aus unserer Hypothese: eine Klangempfindung von irgend welchem Timbre, wie sie durch irgend eine bestimmte oscillatorische Bewegung von nicht pendelartiger Form hervorgerufen wird, ist nicht eine einfache Empfindung, sondern ein System von Empfindungen solcher Art, wie sie bei Erregung einer kleinen Gruppe stetig nebeneinanderliegender Nervenfasern durch einfach pendelartige Schwingungen zu Stande kommt. Wenn wir auf eine solche einfachere Empfindung die Bezeichnung „Tonempfindung" oder Ton einschränken, dann können wir die Folgerung so ausdrücken: Eine Klangempfindung oder ein Klang ist im Allgemeinen zusammengesetzt aus einer mehr oder weniger grossen Anzahl von Tonempfindungen, und zwar entsprechen die Partialtöne eines Klanges genau den Componenten, in welche sich die schwingende Bewegung zerlegen lässt, welche die Klangempfindung veranlasst. Die durch eine auf c gestimmte Claviersaite verursachte Klangempfindung z. B. wäre zusammengesetzt aus den sechs S. 171 mit Noten bezeichneten Ton-

empfindungen in den durch die untergeschriebenen Zahlen gemessenen Intensitäten.

Diese merkwürdige Consequenz aus unserer Hypothese ist nun thatsächlich richtig. Schon im vorigen Jahrhundert hatten Musiker vereinzelte Wahrnehmungen derart gemacht. Heutzutage aber kann an der ganz allgemeinen Richtigkeit gar kein Zweifel mehr bleiben, nachdem viele ausgezeichnete Beobachter ihre Aufmerksamkeit auf den Punkt gerichtet haben. Es muss nunmehr von dem eingenommenen Standpunkte aus vielmehr merkwürdig erscheinen, wie die zusammengesetzte Natur der Klangempfindungen sich so lange der wissenschaftlichen Forschung hat verbergen können. Doch wird dies begreiflich, wenn wir bedenken, wie der Mensch von Kindheit an seine Sinne eigens darauf erzieht, von dem unmittelbaren Empfindungsinhalt sofort zu Vorstellungen von äusseren Objecten und Vorgängen überzugehen, zu deren Erkenntniss uns ja eben die Sinne dienen sollen. So kommt es dahin, dass eine bestimmte Gruppe von Empfindungen, die, durch eine gemeinsame Ursache bedingt, sehr häufig vereint auftreten, vom Bewusstsein als Zeichen für jene gemeinsame einheitliche Ursache und damit selbst als Einheit genommen wird. Beispiele der Art sind uns auf dem Gebiete anderer Sinne schon vorgekommen. Man denke z. B. an die Empfindung, welche ein Schluck Limonade hervorruft. Es ist eine höchst zusammengesetzte Gruppe von Empfindungen, die dem Gefühlssinn, dem Geschmackssinn und dem Geruchssinn angehören. Da man sie aber häufig zusammen gehabt hat, fasst man sie als eine untrennbare Einheit und bezeichnet sie als den „Geschmack der Limonade". So nimmt man eine gewisse Gruppe von gleichzeitigen Tonempfindungen für eine untrennbare Einheit von bestimmter Beschaffenheit und bezeichnet sie als „Geigenklang", eine andere als „Flötenklang", weil man die eine Gruppe von Empfindungen beim Streichen einer Geigensaite, die andere Gruppe beim Anblasen einer Flöte unzählige Male gehabt hat.

Unsere Hypothese empfiehlt sich ferner noch dadurch, dass sie ein altes Räthsel aufs einfachste erklärt, nämlich die Verwandtschaft der Klänge. Es ist eine schon vor Alters gemachte Beobachtung, dass zu irgend einem gegebenen Klange gewisse andere, die in der Höhenscala in endlichem beträchtlichen Abstande liegen, eine auffällige Verwandtschaft zeigen. Vor allem ist es derjenige Klang, der durch eine doppelte Anzahl von Schwingungen hervorgebracht wird, und welchen man in der Kunstsprache der Musik die Octave des gegebenen nennt. Man hat in früheren Zeiten oft abenteuerliche und mystische Erklärungen für diese Thatsache gesucht. In unserer

Theorie versteht sie sich ganz von selbst. Die Empfindungsgruppe, welche der Octave entspricht, enthält nämlich jedesmal eine Anzahl der Elemente, welche in der Gruppe des andern Klanges vorkommen. Ein Klang von der Note c muss sich z. B. stets aus Partialtönen zusammensetzen, die den Tonstufen c $\bar{c}$ $\bar{g}$ $\bar{\bar{c}}$ $\bar{\bar{e}}$ $\bar{\bar{g}}$ $\bar{\bar{\bar{c}}}$ etc. entsprechen, nur die Intensitätsverhältnisse der Componenten sind je nach dem Timbre verschieden; ein Klang, der eine Octave höher liegt, kann nur Componenten enthalten von den Tonstufen $\bar{c}$ $\bar{\bar{c}}$ $\bar{\bar{g}}$ $\bar{\bar{\bar{c}}}$ etc., die sämmtlich unter dem Componenten des ersteren ebenfalls enthalten sind, die Verwandtschaft ist also eine wirkliche Uebereinstimmung einzelner Theile. Aehnliches, wenn auch in geringerem Maasse, gilt von der Quint und anderen harmonischen Intervallen.

Der stärkste Beweisgrund für die Annahme, dass die Erregung der Gehörnervenenden durch Vermittellung eines Resonanzapparates geschieht, liegt in einer fundamentalen Thatsache, die, so leicht sie auch zu beobachten ist, nie in den bisherigen Darstellungen der Lehre vom Hören ausdrücklich hervorgehoben und gewürdigt ist — in der Thatsache, dass regelmässig periodische Luftschwingungen einen verhältnissmässig viel stärkeren Eindruck auf das Gehör machen als einzelne Explosionen. Die Intensität der Empfindung bei einem Trompetenstoss ist z. B. ebenso gross als die bei einem in einiger Entfernung abgefeuerten Pistolenschuss, während die Energie der einzelnen Schwingung der Lufttheilchen am Ohre im zweiten Falle gewiss hunderte von Malen grösser ist als im ersten. Die Resonanztheorie giebt darüber aufs einfachste Rechenschaft, denn sie zeigt, dass bei dem regelmässig periodischen Schwingungszustande eine Summirung der Energie der einzelnen Anstösse zu Stande kommt. Höchst wahrscheinlich findet übrigens bei der Uebertragung der Schwingungen durch das Paukenfell auch schon eine solche Begünstigung regelmässiger Schwingungen vor einzelnen Explosionen statt. Es findet auch noch eine grosse Anzahl von weniger wichtigen Erscheinungen, deren Aufzählung hier zu weit führen würde, in der Hypothese eines Resonanzapparates in der Schnecke die überraschendste Erklärung.

Die Erklärung der Entstehung und Beschaffenheit der Geräuschempfindungen hat jetzt auch keine Schwierigkeiten mehr. In der That, denke man sich eine unregelmässige Luftbewegung, so wird dadurch in raschem Wechsel bald diese, bald jene Gegend der *lamina spiralis* in lebhaftere Bewegung gerathen, je nachdem die ganze unregelmässige Folge von Bewegungen sich zusammensetzt aus kurz dauernden Gruppen bald häufigerer bald weniger häufiger, Schwingungen.

Bis zu einem gewissen Grade wird ohnehin stets auch die ganze *lamina spiralis* in Bewegung gerathen, namentlich wenn die Stösse sehr heftig sind. Dem entsprechend müssen wir erwarten, dass die Gehörswahrnehmung bei unregelmässigen Luftschwingungen bestehen muss aus rasch wechselnden momentanen Tonempfindungen verschiedenster Höhe, deren Aufeinanderfolge und Zusammensein einen verworrenen Eindruck machen muss, wie dies bei den Geräuschempfindungen wirklich der Fall ist. Einem geübten Gehörorgan gelingt es indessen oft, aus Geräuschen einzelne Empfindungselemente von bestimmtem Tonwerthe auszuscheiden.

Alle Haupterscheinungen des Hörens wurden in den vorstehenden Erörterungen zurückgeführt auf die Leistungen des Schneckennerven und seiner Anhangsgebilde, ohne dass es nöthig war, die übrigen nervösen Gebilde des Ohrlabyrinthes zu Hilfe zu nehmen. Vergegenwärtigt man sich die Räumlichkeiten des Labyrinthes, so stellen sich die Bogengänge und der angrenzende Theil des Vorhofes als eine Sackgasse dar, und es ist nicht recht begreiflich, wie die Nerven dieser Theile afficirt werden sollten durch den Bewegungsvorgang, welcher durch das Eintreiben des Steigbügels und das Ausweichen der Wassermasse nach dem runden Fenster gebildet wird. Es liegt daher die Vermuthung nicht so gar fern, dass die Nerven des Vorhofs und der Bogengänge gar nicht dem eigentlichen Hören dienen.

Eine Stütze findet diese Vermuthung in sehr merkwürdigen, von verschiedenen Forschern mit gleichem Erfolge wiederholten Versuchen, welche lehren, dass Zerstörung der Bogengänge des Ohres bei Thieren nicht etwa Verlust des Gehöres zur Folge hat, sondern eine eigenthümliche Störung der Bewegungen des Kopfes und des ganzen Körpers. Auf Grund dieser Versuche ist die Hypothese aufgestellt, die Bogengänge mit ihren Nerven stellten ein besonderes Sinnesorgan dar, welches die Bestimmung hätte, das Individuum von der Stellung seines Kopfes zu unterrichten und das nur zufällig mit dem Gehörorgan örtlich verbunden wäre.

Im Allgemeinen wird die Ursache der Gehörsempfindungen nach aussen versetzt, jedoch nur wenn das Paukenfell mitschwingt. Ist dies durch Anfüllung des Gehörganges mit Wasser am Schwingen verhindert, so verlegt man den Schall ins Innere des Kopfes. Der Grund dieser Erscheinung ist räthselhaft.

Ins Innere des Kopfes wird der Schall jedoch keineswegs stets dann verlegt, wenn die Zuleitung der Bewegung durch die Kopfknochen vermittelt wird. Wenn man z. B. eine Schnur zwischen den Zähnen hält und bei verstopften Ohren ein an der Schnur hängendes Metallstück (einen silbernen Löffel) an einen harten Körper anstossen

lässt, so hat man den Eindruck von entferntem Glockengeläute. Bei diesem von Kindern oft aufgeführten Versuche können sich eben die Paukenfelle an der Bewegung betheiligen.

Die Beurtheilung der Richtung, woher das Gehörorgan afficirt wird, ist sehr unvollkommen. Einigermassen unterstützt wird das Urtheil darüber durch die Betheiligung beider Ohren, denn man stellt sich stets — und meist mit Recht — vor, dass der Schall von der Seite kommt, auf welcher das stärker afficirte Ohr liegt. Auf das Urtheil darüber, ob der Schall von vorn oder von hinten kommt, scheint die Ohrmuschel Einfluss zu haben. Dafür spricht folgender merkwürdige Versuch. Wenn man die Ohrmuschel mit den Daumen hinten andrückt und aus den übrigen Fingern vor der natürlichen gleichsam eine künstliche Ohrmuschel bildet, so täuscht man sich ziemlich regelmässig darüber, ob die Schallquelle vorn oder hinten liegt.

Die Entfernung der Schallquelle beurtheilen wir nur nach der Intensität der Empfindung, daher beurtheilen wir sie auch stets falsch, wenn wir eine falsche Vorstellung von der wirklichen Intensität des Schalles zu Grunde legen.

5. Capitel. Gesichtssinn.

I. Allgemeines.

Die specifische Energie, womit der Gesichtsnerv auf jede Erregung reagirt, ist die Lichtempfindung. Ihr quantitatives Mehr oder Weniger bezeichnet man bekanntlich mit den Worten „hell“ und „dunkel“, ihre verschiedenen nicht definirbaren Qualitäten mit den Namen der Farben.

Vielleicht ist der Sehnerv im Stande, auf alle bekannten Reizarten mit seiner specifischen Energie zu antworten. Erfahrungsmässig steht es für einige fest. Wir wissen zunächst, dass innere Zustände des Centralorganes oder des Gesichtsnerven und seiner Ausbreitung zu (subjectiven) Lichtwahrnehmungen führen. Wir können dabei natürlich nicht bestimmt sagen, ob die Erregung auf mechanischem, chemischem oder anderem Wege geschah. Ferner bringt mechanische Reizung von aussen Lichtwahrnehmung zuwege. Man drücke z. B. mit einer stumpfen Spitze bei geschlossenen Augenlidern auf den Augapfel, möglichst weit von der Hornhaut entfernt, und man hat sofort einen hellen Fleck im Sehfelde. Elektrische Erregung von aussen hat ebenfalls Lichtwahrnehmung zur Folge, wovon man sich überzeugt, wenn man die Elektroden irgend welches Stromkreises so

anlegt, dass voraussichtlich einige Stromfäden die Netzhaut durchsetzen. Chemische und thermische Reizung haben bisher noch zu keinem entscheidenden Resultate geführt. Der eigentlich adäquate Reiz für den Gesichtsnerven sind die Aetheroscillationen, auf die man daher die Namen des Lichtes und der Farben geradezu übertragen hat.

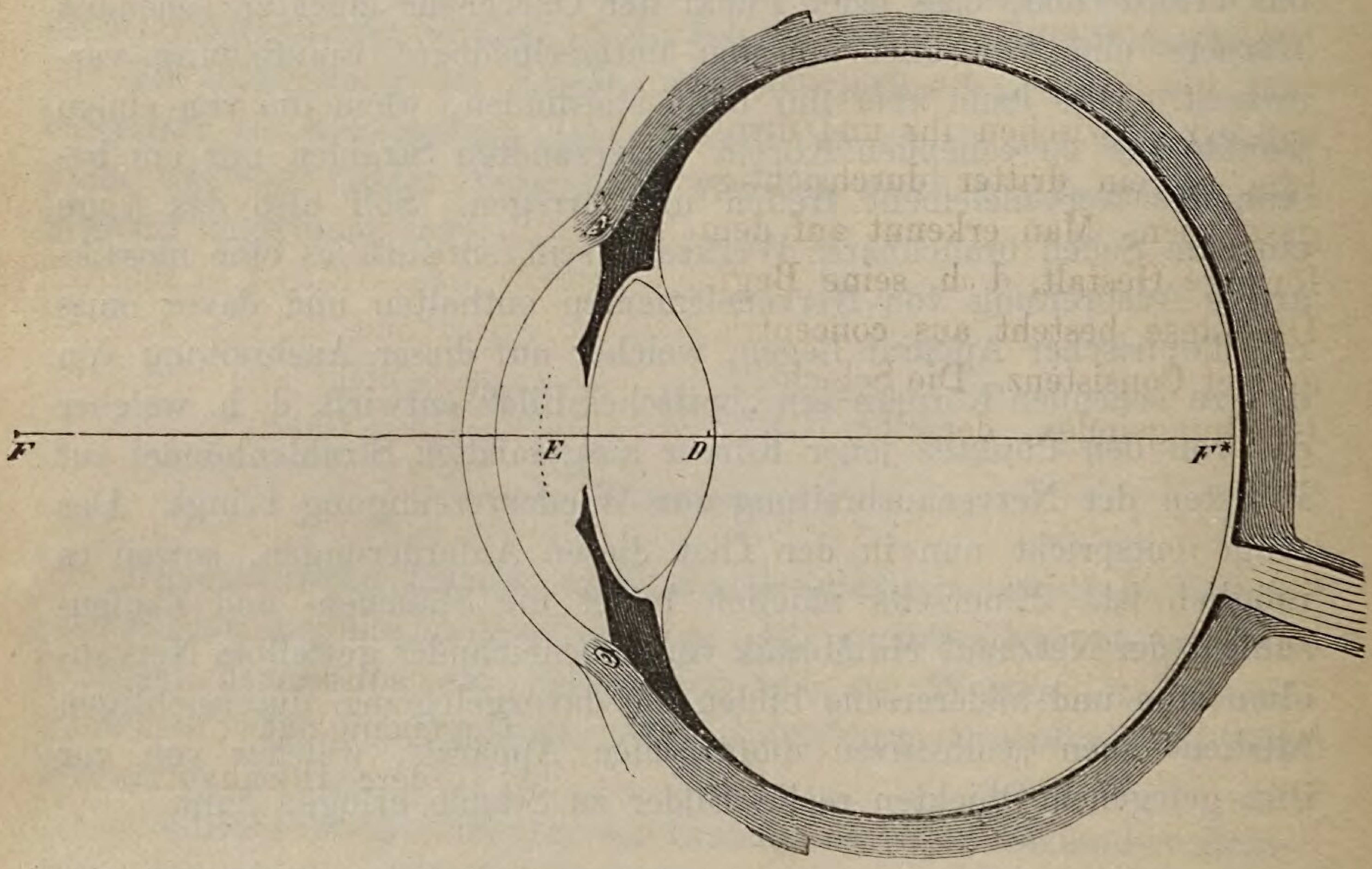
Die Fähigkeit, das in der Physik mit dem Namen Licht bezeichnete Agens — eben jene Aetheroscillationen — zu empfinden, ist aber noch nicht die Fähigkeit zu „sehen". Sie besteht vielmehr darin, mit Hilfe der Empfindungen, welche die von der Oberfläche der Körper ausgesandten Lichtstrahlen erregen, sich eine Vorstellung von der Form und Lage dieser Körper zu machen. Hierzu ist offenbar erforderlich, dass jeder Punkt der Oberfläche eines zu sehenden Körpers eine von allen übrigen unterscheidbare Empfindung verursacht. Dies kann aber nur dann stattfinden, wenn die von einem Punkte der zu sehenden Körper ausgesandten Strahlen nur ein bestimmtes Nervenelement treffen und erregen. Soll also das Auge ein zum Sehen brauchbares Werkzeug sein, so muss es eine mosaikartige Ausbreitung von Nervenelementen enthalten und davor muss ein dioptrischer Apparat liegen, welcher auf dieser Ausbreitung von den zu sehenden Körpern ein „optisches Bild" entwirft, d. h. welcher die von den Punkten jener Körper ausgesandten Strahlenbündel auf Punkten der Nervenausbreitung zur Wiedervereinigung bringt. Das Auge entspricht nun in der That diesen Anforderungen, soweit es möglich ist. Einerseits nämlich bildet die Stäbchen- und Zapfenschicht der Netzhaut ein Mosaik von nebeneinander gestellten Nervenelementen und andererseits bilden die davorgelegenen durchsichtigen Medien einen „collectiven dioptrischen Apparat", welcher von vor ihm gelegenen Objekten reelle Bilder zu Stande bringen kann.

II. Anatomische Voraussetzung.

Um die Wirkung des dioptrischen Apparates zu verstehen, müssen wir uns an die wichtigsten anatomischen Verhältnisse des Augapfels erinnern, was mit Hilfe der Fig. 18 geschehen kann, die einen wagrechten Querschnitt durch ein menschliches Auge in dreimaliger Vergrösserung schematisch darstellt, auf welchem die Eintrittstelle des Sehnerven sichtbar ist. Die Umhüllung des Augapfels ist aus drei dicht aneinander gelagerten Schichten zusammengesetzt. An gewissen später zu bezeichnenden Stellen sind die drei Schichten oder Häute miteinander verwachsen. Die äusserste bildet die harte Haut des Auges, deren vorderer, etwas stärker gewölbter Abschnitt, Hornhaut

oder Cornea genannt, durchsichtig ist. Der weitaus grössere hintere Abschnitt, zum Theil auch noch beim lebenden Auge in der Augenlidspalte sichtbar, ist weiss und wird Lederhaut, *tunica sclerotica*, genannt. Die zweite Schicht ist die sogenannte Gefässhaut, *tunica uvea.* Sie ist sehr reich an Gefässen und namentlich auf ihrer inneren Seite stark schwarz pigmentirt. Ihr vorderer, Iris genannter Abschnitt liegt der Hornhaut nicht unmittelbar an. Er hat in der Mitte ein rundes Loch, die Pupille. Dasselbe kann durch Zusammenziehung der es umkreisenden glatten Muskelfasern verengert werden. Man nennt daher diesen Ringmuskel *sphincter pupillae.* Andere Muskelfasern

Fig. 18.



können die Pupille erweitern. Nach einigen Autoren sind dies einfach die Muskelfasern der Blutgefässe, nach anderen besondere, radial verlaufende glatte Muskelfasern, deren Inbegriff dann als „*dilatator pupillae*" bezeichnet wird. An der ganzen Sclerotica liegt die Uvea dicht an und dieser Theil derselben wird Chorioidea genannt. Der vordere Theil derselben ist verdickt (wie die Fig. 18 sehen lässt) und es treten hier noch etwa 80 faltenartige Vorsprünge — *processus ciliares* — auf der innern Seite hervor, die vorn am dicksten sind und in meridianaler Richtung gegen den Aequator des Auges flach auslaufen. Da, wo die Iris in die Chorioidea übergeht, ist die Uvea mit der harten Augenhaut verwachsen auf einer ringförmigen Zone,

welche in der harten Haut durch den Uebergang der Sclerotia in die Cornea bezeichnet ist. An dieser Verwachsungsstelle entspringen glatte Muskelfasern, welche in meridianalen Richtungen in die Chorioidea einstrahlen und den sogenannten *tensor chorioideae* bilden.

Die dritte Schicht der Augenumhüllung, welche der inneren Seite der Uvea dicht anliegt, Netzhaut, *tunica retina*, genannt, enthält die Ausbreitung des Sehnerven. Es ist dies eine sehr zarte Membran, in der vorderen Augenhälfte nur durch eine einfache Lamelle vertreten, da die nervösen Elemente blos bis in die Aequatorialgegend reichen.

Der von den beschriebenen Hüllen umgebene Hohlraum ist zum grössten Theil ausgefüllt durch den sogenannten Glaskörper, *corpus vitreum*, eine durchsichtige Masse von gallertartiger Consistenz. Der vordere Abschnitt des Augapfels zwischen Hornhaut und Iris enthält eine Flüssigkeit, die sogenannte „wässerige Feuchtigkeit“ (*humor aqueus*). Zwischen ihr und dem Glaskörper, unmittelbar hinter der Iris, ist ein dritter durchsichtiger Körper, die „Krystalllinse“ eingeschoben. Man erkennt auf dem Durchschnitt Fig. 18 seine linsenförmige Gestalt, d. h. seine Begrenzung durch zwei Kugelabschnitte. Die Linse besteht aus concentrischen Schichten und ist von wachsartiger Consistenz. Die Schichten der Linse haben nicht alle gleichen Brechungsindex, derselbe nimmt vielmehr von der Oberfläche nach dem Kern etwas zu.

Der dioptrische Apparat des Auges stellt sich hiernach dar als ein System von drei sphärischen Trennungsflächen — vordere Hornhautfläche, vordere und hintere Linsenfläche — zwischen vier brechenden Medien: Luft, wässeriger Feuchtigkeit, Linsensubstanz und Glaskörper. Man kann nämlich ohne merkliche Ungenauigkeit annehmen, dass die wässerige Feuchtigkeit bis an die vordere Hornhautfläche heranreicht und durch sie unmittelbar von Luft getrennt ist, auch kann man von der Linsenschichtung absehen, wenn man den Brechungsindex der Linsensubstanz noch etwas grösser annimmt als den ihres Kernes. Man hat, diese Vereinfachungen vorausgesetzt, in der That nur noch drei Trennungsflächen zu betrachten, an welchen Strahlenbrechung stattfindet, nämlich die vordere Hornhautfläche zwischen Luft und *humor aqueus*, die vordere Linsenfläche zwischen dieser und Linsensubstanz und die hintere Linsenfläche zwischen Linsensubstanz und Glaskörper. Die Mittelpunkte der drei Kugeln, von welchen diese drei Flächen Abschnitte sind, liegen sehr annähernd auf einer geraden Linie, der „Axe des Auges“, so dass wir berechtigt sind, den dioptrischen Apparat des Auges ein „centrirtes“ System sphärischer Trennungsflächen zu nennen.

III. Intraokularer Druck.

Der vorstehend beschriebene Inhalt der Augenblase hat als Ganzes nahezu flüssigen Aggregatzustand und man kann daher von einem darin herrschenden, überall annähernd gleichen hydrostatischen Drucke, dem sogenannten „intraokularen Drucke“ sprechen, dessen Grösse für die Augenheilkunde von Interesse ist. Wodurch auch immer dieser Druck bedingt sein möge, im Gleichgewichte wird er gehalten durch die Spannung der *tunica sclerotica*. Es ist gut zu bemerken, dass, gleiche Spannung vorausgesetzt, der Druck im Innern um so höher sein muss, je kleiner der Halbmesser des Auges ist.

Da in den Augapfel arterielle Blutgefässe eintreten und venöse Blutgefässe sowie Lymphgefässe daraus hervortreten, so muss offenbar die Erhaltung des intraokularen Druckes mit dem Blut- und Lymphdrucke in ursächlicher Beziehung stehen. Es muss vor allem nothwendig an jeder Stelle der Blutdruck*) im Innern eines Gefässes gleich sein der Wandspannung des Gefässes *plus* dem Drucke der umgebenden Flüssigkeit d. h. eben + dem überall merklich gleichen „intraokularen“ Drucke. Hieraus folgt sogleich, dass der Blutdruck in den Venen des Augapfels an der Austrittstelle noch mindestens dem intraokularen Drucke gleich sein muss; in der That würden ja sonst die Venen von der umgebenden Flüssigkeit comprimirt. In den Arterien, wo der Blutdruck den intraokularen Druck regelmässig beträchtlich übersteigt, muss die Wandspannung der Gefässe einen Theil des Blutdruckes aufwiegen, jedoch nicht den ganzen, wie es z. B. bei Arterien der Fall ist, die dicht unter der Haut liegen.

Die intraokulare Flüssigkeit hat man sich natürlich eigentlich in steter Bewegung zu denken. Es strömt in jeder Zeiteinheit eine gewisse Menge durch die Lymphwege ab und wird durch eine gleiche aus den intraokularen Blutkapillaren ausfiltrirende Menge ersetzt. Wenn diese Bewegung sich in einem stationären Zustande befindet, muss der Werth des intraokularen Druckes folgende Bedingung erfüllen: Sein Ueberschuss über den — wohl annähernd gleich Null zu setzenden — Druck in den Lymphräumen der Augenhöhle muss durch die Widerstände der Abzugswege gerade soviel Flüssigkeit in der Zeiteinheit durchtreiben können, als der Ueberschuss des Druckes in den Blutkapillaren über den intraokularen Druck aus den Blutkapillaren austreiben kann. Beim lebenden menschlichen Auge scheint in der Regel ein intraokularer Druck von etwa 21—30 ^{mm} Quecksilber diese Bedingung zu erfüllen. Man folgert hieraus sogleich, dass Erhöhung des Druckes in den Blutkapillaren und Ver-

*) Unter Blutdruck verstehen wir hier, wie in allen homatodynamischen Betrachtungen immer den Ueberschuss des Blutdruckes über den Atmosphärendruck.

minderung des Filtrationswiderstandes in den Kapillarwänden bei gleichbleibenden Widerstandsbedingungen in den Lymphabzugswegen einen stärkeren stationären Augenflüssigkeitsstrom mit erhöhtem intraokularen Druck herbeiführen muss und umgekehrt, und dass Vermehrung der Widerstände auf den Lymphabzugswegen jedesfalls zu Erhöhung des intraokularen Druckes führen muss, ob dabei ein stationärer Flüssigkeitsstrom von der ursprünglichen oder von geringerer Stärke zu Stande kommt, lässt sich nicht im allgemeinen beurtheilen, jedesfalls wird bei vollständiger Sperrung der Lymphabzugswege der intraokulare Druck schliesslich den Werth des Blutdruckes in den in den Augapfel eintretenden Arterien erreichen müssen.

Nach Beobachtungen an Thieren wird der intraokulare Druck durch Reizung des *nervus trigeminus* und durch Reizung des *nervus sympathicus* gesteigert. Bei Reizung des *sympathicus* würde man eher eine Minderung erwarten, weil hier die kleinen Arterien sich kontrahiren und eine Herabsetzung des Blutdruckes in den Kapillaren zu vermuthen ist. Eine Erklärung dieser Thatsachen ist noch nicht gegeben.

IV. Das schematische Auge.

Um den Gang der Lichtstrahlen durch das vorhin beschriebene System von vier Medien Luft, wässrige Feuchtigkeit, Linsensubstanz, Glaskörper beurtheilen zu können, muss man natürlich die Werthe aller der Grössen kennen, welche auf die Strahlenbrechung Einfluss haben, also die Brechungsindices der Medien, die Halbmesser der Flächen und die Entfernung derselben, resp. ihrer Scheitel von einander. Von diesen Grössen sind die letzteren directer Messung am lebenden Auge zugänglich, bezüglich der Brechungsindices ist man dagegen angewiesen auf Bestimmungen an den Augen von Leichen. Es empfiehlt sich daher, der Betrachtung nicht ein System von Messungen an einem bestimmten lebenden Auge zu Grunde zu legen, das eben doch immer lückenhaft bliebe, sondern ein System von Werthen in abgerundeten Zahlen zu wählen, welche sich im Bereiche der normalen individuellen Schwankungen finden. Ein solches unter dem Namen des „schematischen" Auges schon seit längerer Zeit allen weiteren physiologisch-optischen Entwickelungen zu Grunde gelegte System von Werthen ist das folgende:

1. Brechungsindex der Luft 1

Brechungsindex des *humor aqueus* $\frac{103}{77} = 1{,}34$

	Brechungsindex der Linsensubstanz	$\frac{16}{11} = 1{,}44$
	Brechungsindex des Glaskörpers	$\frac{103}{77} = 1{,}34$
2.	Krümmungshalbmesser der Hornhaut	8^{mm}
	Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche.	10
	Krümmungshalbmesser der hinteren Linsenfläche .	6
3.	Entfernung des vorderen Linsenscheitels vom Hornhautscheitel	3,6
	Entfernung des hinteren vom vorderen Linsenscheitel	3,6

Diese Werthe liegen auch der Fig. 18 zu Grunde.

Durch ziemlich verwickelte Rechnungsoperationen, die deshalb hier nicht dargestellt werden können — lässt sich nun zeigen, dass der dioptrische Effect unseres ganzen Systemes merklich genau derselbe ist, welchen eine einzige Kugelfläche hervorbringen würde, welche Luft von Glaskörpersubstanz trennte, deren Scheitel $2{,}15^{mm}$, deren Mittelpunkt $7{,}16^{mm}$ hinter dem Hornhautscheitel läge, so dass der Halbmesser der Kugel, von welcher diese Fläche einen Abschnitt bildete, $5{,}01^{mm}$ betrüge. Der Durchschnittskreisbogen dieser gedachten einzigen Trennungsfläche, auf welche sich der ganze dioptrische Apparat des Auges reduciren lässt, mit der Ebene der Zeichnung ist durch die punktirte Linie bei E (Fig. 18) angedeutet. Ihr Mittelpunkt ist D in derselben Figur.

Ueber den Durchgang von Lichtstrahlen, welche nur kleine Einfallswinkel mit ihren respectiven Einfallslothen bilden, gelten für ein solches System bekanntlich sehr annähernd folgende Regeln.

1°. Fällt auf die Trennungsfläche ein sogenanntes homocentrisches Strahlenbündel, d. h. ein Bündel, dessen sämmtliche Strahlenrichtungen sich in einem Punkte — dem „Centrum des Bündels“ — schneiden, so entsteht durch die Brechung ein gleichfalls homocentrisches Bündel. Die Centra des einfallenden und des gebrochenen Strahlenbündels nennt man in ihrer Beziehung zueinander „Objectpunkt“ und „Bildpunkt“. Einen Objectpunkt und ebenso einen Bildpunkt nennt man „reell“, wenn der Durchschnittspunkt der Strahlen des (einfallenden beziehungsweise des gebrochenen) Bündels auf ihrem wirklich durchlaufenen Wege liegt. Ist dies nicht der Fall, so nennt man den Object- resp. Bildpunkt „virtuell“. Einen reellen Objectpunkt bildet also namentlich jeder beliebige, leuchtende Punkt, welcher im ersten Medium liegend ein divergentes Strahlenbündel auf die Fläche sendet. Einen virtuellen Objectpunkt hätten wir beispielsweise, wenn wir ein ursprünglich aus parallelen Strahlen gebildetes Bündel durch eine

Sammellinse in ein convergentes verwandelten und dies auf die gedachte Fläche fallen liessen; dann wäre der Convergenzpunkt des Bündels, den seine Strahlen eben wegen der vorher stattfindenden Brechung nicht träfen, der virtuelle Objectpunkt. Einen reellen Bildpunkt haben wir in den Fällen, wo das gebrochene Strahlenbündel convergent ist, seine Strahlen sich also auf ihrem wirklichen, im zweiten Medium durchlaufenen Wege schneiden. Einen virtuellen Bildpunkt haben wir, wenn das gebrochene Strahlenbündel divergent ist, so dass sich seine Strahlen auf ihrem wirklichen Wege nicht schneiden, sondern nur ihre rückwärts über die brechende Fläche hinaus verlängerten Richtungen. Reelle Objectpunkte liegen also im ersten, reelle Bildpunkte im zweiten Medium. Virtuelle Objectpunkte liegen im zweiten und virtuelle Bildpunkte im ersten Medium.

2⁰. Wenn die kugelförmige Trennungsfläche ihre convexe Seite dem schwächer brechenden Medium zukehrt (wie dies beim reducirten Auge der Fall ist) so wirkt das System „kollektiv" d. h. ein aus parallelen Strahlen bestehendes auf die Fläche fallendes Bündel wird durch die Brechung in ein convergentes verwandelt.

3⁰. Der Objectpunkt und der zugehörige Bildpunkt müssen stets mit dem Mittelpunkte der brechenden Fläche D (Fig. 18) auf einer geraden Linie liegen, denn der vom Objectpunkte ausgehende wirkliche Strahl, welcher auf den Mittelpunkt der Kugel zielt, trifft die Kugelfläche senkrecht, ändert also seine Richtung nicht, ist mithin einer der gebrochenen Strahlen, und da der Bildpunkt der Durchschnittspunkt aller gebrochenen Strahlen ist, muss es auch auf diesem — dem sogenannten Richtungsstrahle — liegen. Der Punkt D wird daher passend als der Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen bezeichnet.

4⁰. Zwischen den Abständen des Objectpunktes und des Bildpunktes von der brechenden Fläche im Richtungsstrahle gemessen, besteht eine sehr einfache Beziehung. Sie findet ihren mathematischen Ausdruck in folgender Gleichung $\frac{n_0}{p} + \frac{n^*}{p^*} = \frac{n^* - n_0}{r}$, wenn man den (absoluten) Brechungsindex des ersten Mediums n_0, den des zweiten n^*, den Radius der Kugel r bezeichnet und wenn unter p der Abstand des Objectpunktes, unter p^* der Abstand des Bildpunktes von der Fläche verstanden wird.

Der Objectpunktabstand p ist als positive Grösse in Rechnung zu ziehen, wenn der Objectpunkt ein reeller ist, d. h. vor der Trennungsfläche im ersten Medium liegt, als negative Grösse, wenn er als ein virtueller im zweiten Medium liegt. Für die Bildpunktabstände p^* sind die positiven Werthe zu rechnen von der Trennungsfläche

nach hinten ins zweite Medium, die negativen nach vorn ins erste Medium. Es beziehen sich also auch hier positive Werthe des Abstandes auf reelle, negative auf virtuelle Bilder. Die Grösse p sowohl als p^* kann also alle Werthe von $-\infty$ bis $+\infty$ annehmen.

Wir heben noch die beiden ausgezeichneten Fälle hervor wo $p = \infty$ und wo $p^* = \infty$ ist. Setzt man erstens $p = \infty$ (ob $+\infty$ oder $-\infty$ ist einerlei) d. h. nimmt man an, das einfallende Bündel bestehe aus unter sich parallelen Strahlen (die ausgehend gedacht werden können von einem unendlich entfernten leuchtenden Punkte), so ist $\frac{n_0}{p} = o$ und die obige Gleichung zieht sich zurück auf $\frac{n^*}{p^*} = \frac{n^*-n_0}{r}$, woraus sich berechnet $p^* = \frac{n^* r}{n^*-n_0}$. Diesen bloss noch von den Constanten des Systems (n_0, n^*, r) abhängige Bildabstand für einen unendlich entfernten Objectpunkt nennt man die hintere oder zweite Brennweite des Systemes, und pflegt sie mit f^* zu bezeichnen. Diese Grösse kann also auch statt des Radius in die Gleichung eingeführt werden, welche sich dann schreibt

$$\frac{n_0}{p} + \frac{n^*}{p^*} = \frac{n^*}{f^*}.$$

Setzt man zweitens $p^* = \infty$ d. h. nimmt man an, dass ein aus lauter parallelen Strahlen bestehendes gebrochenes Bündel entstehen, oder mit andern Worten der Bildpunkt in unendliche Ferne rücken soll, und fragt, wie weit muss der Objectpunkt abstehen, so hat man $\frac{n^*}{p^*} = o$ also $\frac{n^0}{p} = \frac{n^*-n^0}{r}$ woraus sich berechnet $p = \frac{n_0 r}{n^*-n^0}$. Diesen zu einem unendlich grossen Bildpunktabstand gehörigen Objectpunktabstand nennt man die vordere oder erste Brennweite des Systemes und bezeichnet ihn durch den Buchstaben f. Auch mit Hülfe dieser aus den Daten des Systemes von vorn herein berechenbaren Grösse kann man der Grundgleichung eine neue Form geben

$$\frac{n^0}{p} + \frac{n^*}{p^*} = \frac{n^0}{f}.$$

Durch geeignete Combination der beiden letzten Formeln ergiebt sich noch eine vierte häufig angewandte Form der Grundgleichung, nämlich $\frac{f}{p} + \frac{f^*}{p^*} = 1$. Kennt man also die beiden Brennweiten für eine Trennungsfläche, so kann man zu jedem Objectpunktabstand (p) den zugehörigen Bildpunktabstand (p^*) finden und umgekehrt. Für unser System, in welchem $n^0 = 1$, $n^* = \frac{103}{77}$, $r = 5{,}01$ ist,

ergiebt sich $f = \frac{5,01}{1,34-1}$, in runder Zahl 14,8, $f^* = \frac{1,34 \times 5,01}{1,34-1}$ auf eine Decimale abgerundet 19,9.

Wir wollen uns jetzt ein ausgedehntes Object denken, d. h. ein System von Objectpunkten und zwar sei für alle der Abstand von der brechenden Fläche derselbe. Da nach der oben (S. 182) gemachten Bemerkung nur Strahlen in Betracht gezogen werden dürfen, welche unter sehr kleinen Winkeln auf die Fläche fallen, so müssen die sämmtlichen Objectpunkte sehr nahe der Axe gedacht werden, sie werden also, wenn sie alle gleichen Abstand von der Trennungsfläche haben sollen, merklich genau in einer zur Axe senkrechten Ebene liegen — d. h. ein zur Axe senkrechtes ebenes Object bilden. Da für alle diese Punkte der Abstand p gleich gedacht ist, wird auch allen entsprechenden Bildpunkten der gleiche Werth von p^* zukommen, d. h. dem zur Axe senkrechten ebenen Objecte wird ein ebenfalls zur Axe senkrechtes ebenes Bild entsprechen. Da nun entsprechende Punkte des Objectes und Bildes auf geraden Linien liegen müssen, die sich alle in einem Punkte, nämlich dem Mittelpunkte der brechenden Kugelfläche oder dem Kreuzungspunkte der Richtungsstrahlen (*D* Fig. 18) schneiden, so wird das Bild dem Objecte geometrisch ähnlich sein und es wird, wenn Object und Bild reell sind, die verkehrte Lage haben. Entsprechende lineare Abmessungen (z. B. Höhe oder Breite) von Object und Bild werden sich verhalten wie die Abstände von Object und Bild von dem Kreuzungspunkte der Richtungsstrahlen. Nennt man also die Längen entsprechend gelegener Linien in Object und Bild l und l^*, so hat man $\frac{l^*}{l} = \frac{p^*-r}{p+r}$, wenn man wie bisher immer die Abstände von Object und Bild vom Scheitel der Trennungsfläche mit p und p^* bezeichnet.

Diejenige zur Axe des Auges senkrechte Objectebene, welcher eine unendlich entfernte Bildebene entspricht, nennt man die vordere oder erste Brennebene, sie liegt für das schematische Auge etwas über 12 ^{mm} vor der Hornhaut, da ihr Abstand von der gedachten Trennungsfläche 14,8 ^{mm} beträgt und diese selbst 2,15 ^{mm} hinter der Hornhaut zu denken ist. Die zur Axe senkrechte Bildebene, welche einer unendlich entfernten Objectebene entspricht, nennt man die hintere oder zweite Hauptbrennebene. Im Auge liegt sie nach den obigen Angaben 19,9 ^{mm} hinter der gedachten Trennungsfläche, also etwas über 22 ^{mm} hinter der Hornhaut.

Die gewöhnlichen Dimensionen eines menschlichen Augapfels lassen es nun ganz im Bereiche der Möglichkeit erscheinen, dass die

Polarzone der Netzhaut mit der hinteren Brennebene zusammenfällt. In der That ist ja der Abstand des hinteren Scheitels der äusseren Scleroticafläche vom Hornhautscheitel beim normalen Auge durchschnittlich etwa 24 mm entfernt, und wenn man also für die Dicke der Sclerotica und Chorioidea nahezu 2 mm abzieht, so fällt die Polarzone — der gelbe Fleck — der Netzhaut etwas über 22 mm hinter den Hornhautscheitel, in welcher Entfernung von demselben auch die hintere Brennebene des schematischen Auges liegt. Diese Annahme liegt der Zeichnung Fig. 18 S. 178 zu Grunde, in welcher F und F^* die Durchschnittspunkte der Hauptbrennebenen mit der Axe sind.

Das Zusammenfallen der Polarzone der Netzhaut mit der hinteren Brennebene sieht man als die eigentlich normale Beschaffenheit des ruhenden Auges an und nennt ein Auge, bei dem es statthat, ein „emmetropisches“. Da die hintere Brennebene der geometrische Ort für die Bildpunkte unendlich entfernter Objectpunke ist, so fallen im emmetropischen Auge die Bildpunkte von solchen in die Retina. Es mag indessen hier noch einmal ausdrücklich daran erinnert werden, dass dies zunächst nur für ein kleines den Pol umgebendes Stück — etwa den gelben Fleck — der Netzhaut gilt, welches als Ebene angesehen werden kann. Einigermassen schräg einfallende Strahlenbündel sind ja gar nicht mehr den entwickelten dioptrischen Regeln unterworfen.

Man kann die Eigenschaft des emmetropsichen Auges auch so ausdrücken: Jedes Bündel paralleler Strahlen kommt in einem Punkte der Netzhaut zur Vereinigung oder jeder Punkt der Netzhaut wird ausschliesslich beleuchtet von Strahlen, die alle von einem einzigen unendlich fernen leuchtenden Punkte ausgegangen sind. Dass jeder Punkt der Netzhaut nur von einem äusseren Punkte Licht empfängt, ist aber offenbar die erste Bedingung für ein deutliches Sehen und man sagt deshalb, das emmetropische Auge ist für parallelstrahlige Bündel eingerichtet. Einem solchen Auge steht physikalischerseits nichts im Wege, unendlich ferne Objecte von geringer Ausdehnung gegen ihren Abstand, z. B. den Mond, deutlich zu sehen. Freilich gehört zum deutlichen Sehen auch noch, dass gewisse anatomische und physiologische Bedingungen vom Sehnerven erfüllt seien — wir werden davon weiter unten zu sprechen haben — aber dass die hier in Rede stehende physikalische Bedingung erfüllt sein müsse, dass das optische Bild des deutlich zu sehenden Objectes mit der Netzhaut, d. h. mit der Nervenperipherie, zusammenfalle, ist schon jetzt klar. In der That, fiele es nicht mit der Netzhaut zusammen, so würde jedes von einem Objectpunkte ausgehende Strahlenbündel

einen grösseren oder kleineren Kreis — einen Zerstreuungskreis — beleuchten und die zu zwei sehr benachbarten Objectpunkten gehörigen Kreise würden offenbar ein gemeinschaftliches Oberflächenstück haben, das von beiden Licht erhielte. Nehmen wir nun beispielsweise an, der eine Punkt sendete rothes, der andere blaues Licht aus, so würde das gemeinschaftlich beiden Zerstreuungskreisen angehörige Stück der Nervenperipherie die aus Roth und Blau zusammengesetzte Mischfarbe pericipiren, obgleich im Objecte kein Punkt wäre, dessen Licht dieser Mischfarbe entspricht. Das Auge würde uns also in diesem Falle, möchte seine Nervenperipherie beschaffen sein wie sie wollte, nicht von der optischen Beschaffenheit der beiden Punkte genau unterrichten können, was doch zum deutlichen Sehen verlangt wird.

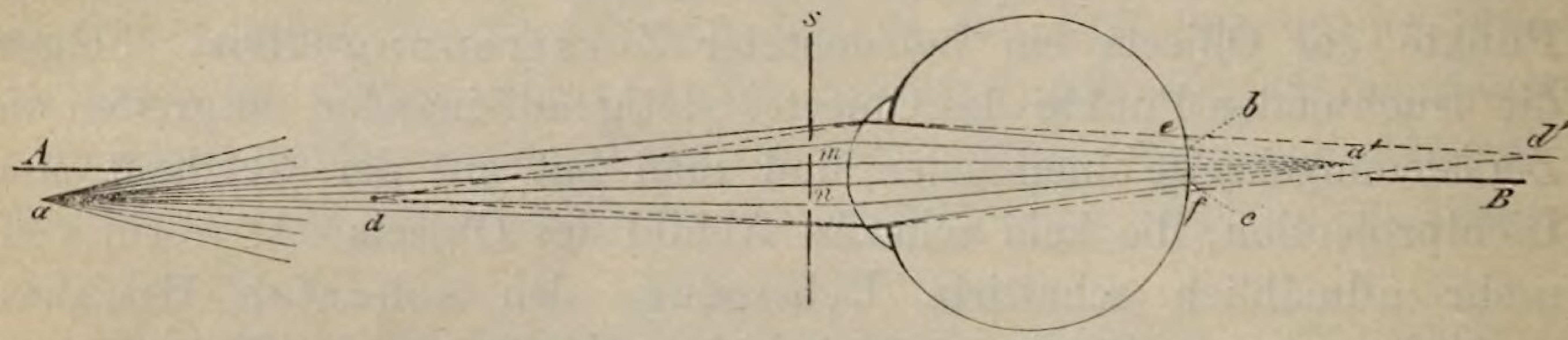
Rücken wir das Object aus der unendlichen Ferne näher an das emmetropische Auge heran, so rückt das Bild aus der hinteren Brennebene heraus weiter nach hinten. Es verlässt also das Bild auch die Netzhaut und es tritt der soeben gedachte Fall ein, statt eines beleuchteten Punktes entspricht auf derselben jetzt jedem leuchtenden Punkte des Objects ein beleuchteter Zerstreuungskreis. Folgen die leuchtenden Punkte des Objectes stetig aufeinander, so greifen die Zerstreuungskreise ineinander und man hat auf der Netzhaut eine Lichtprojection, die kein scharfes Abbild des Objects ist, worin vielmehr allmählich schattirte Uebergänge den scharfen Grenzen zwischen verschieden leuchtenden Theilen des Objects entsprechen.

Stellt man sich die Sache quantitativ vor, so wird man bemerken, dass das Bild nur sehr wenig, wohl noch nicht um die ganze Dicke der Netzhaut, hinter ihre Vorderfläche getreten ist, wenn man das Object aus unendlicher Ferne sehr bedeutend, etwa bis auf 10^m dem Auge genähert hat. Erlaubt man sich die dabei stattfindende äusserst kleine Bewegung des Bildes geradezu gleich Null zu setzen, wozu man um so mehr Recht hat, als ein mathematisch scharfes Bild so wie so nicht existirt, so kann man von dem emmetropischen Auge sagen, es sei auf alle Entfernungen eingerichtet, welche grösser als 10^m sind. Es werden also gleich scharfe Bilder auf der Netzhaut von allen leuchtenden Punkten entstehen, welche weiter als 10^m von ihm entfernt sind, so als lägen sie alle in einer unendlich fernen Ebene und sendeten wirklich parallelstrahlige Lichtbündel ins Auge — nur die eine Grundbedingung müssen alle diese Punkte erfüllen, dass ihre Richtungsstrahlen sehr kleine Winkel mit der Axe einschliessen. Ein normales Auge in seinem Ruhezustande leistet nun in der That das soeben gefolgerte. Es sieht bekanntlich beispiels-

weise den Rand des Mondes und des Berges, hinter welchem er aufgeht mit gleicher Schärfe.

Lässt man hingegen einen Objectpunkt oder ein kleines zusammengesetztes, zur Axe senkrechtes ebenes Object beträchtlich näher als 10^{m} an das Auge heranrücken, so geht das Bild allmählich so weit hinter die mit der Netzhaut zusammenfallende hintere Brennebene, dass die Zerstreuungskreise auf derselben eine bemerkbare Undeutlichkeit verursachen. Dass diese wesentlich der Grösse der Zerstreuungskreise proportional gesetzt werden darf, ist leicht zu zeigen. Man sieht unmittelbar ein, dass ein grösserer Zerstreuungskreis in mehr benachbarte Zerstreuungskreise übergreift, als ein kleinerer. Dass aber der Durchmesser des Zerstreuungskreises wächst, je weiter das Bild von der Netzhaut entfernt ist, je näher also in unserem Falle der Objectpunkt am Auge liegt, mag ein Blick auf Fig. 19 deutlich machen. Wäre *a'* das Bild von *a*, so würde das von *a* ausgehende Strahlenbündel auf der Netzhaut einen Zerstreuungskreis vom

Fig. 19.



Durchmesser *b c* erleuchten. Läge dagegen das Bild eines andern Punktes (*d*) in *d'*, so würde der Zerstreuungskreis offenbar den grösseren Durchmesser *e f* haben. Man sieht gleichzeitig aus dieser Figur, dass die Zerstreuungskreise *ceteris paribus* um so kleiner ausfallen müssen, je enger die Pupille ist. Würde doch z. B. eine nur wenig engere Pupille sofort von dem zu *a* gehörigen Strahlenbündel die äussersten Randstrahlen (welche die Netzhautpunkte *b* und *c* in der Figur erleuchten) abschneiden, also den Durchmesser des Zerstreuungskreises verkleinern.

Man übersieht endlich sofort, dass der Zerstreuungskreis sich zurückzieht auf einige discrete beleuchtete Punkte, wenn man von dem einfallenden Strahlenbündel nur einzelne gesonderten Partien ins Auge kommen lässt. Setzt man z. B. den undurchsichtigen Schirm *s* der nur bei *m* und *n* zwei sehr feine Löcher hat, dicht vor das Auge, so würden nur die Strahlen *a m* und *a n* von *a* aus ins Auge gelangen können und nur die beiden Punkte der Netzhaut beleuchten, wo ihre letzten Wege (die sich in der Figur verfolgen lassen) die Netzhaut treffen. Wird also eine vollständige Perception der Licht-

projection vorausgesetzt und fällt ausser von *a* kein Licht ins Auge, so glaubt man in unserm Falle zwei leuchtende Punkte wahrzunehmen. Der soeben beschriebene Versuch ist unter dem Namen des „Scheiner'schen Versuches" bekannt. Es bedarf keines ausgeführten Beweises, dass die beiden beleuchteten Punkte auf der Netzhaut *ceteris paribus* um so weiter von einander rücken, je näher man den leuchtenden Punkt ans Auge bringt.

Wie man bei gegebener Pupillenweite und gegebener Lage des Bildes den Durchmesser des Zerstreuungskreises numerisch berechnet, soll hier nicht ausgeführt werden, doch mag eine kleine Tafel Platz finden, welche seine Werthe giebt, die im schematischen Auge mit 4 mm weiter Pupille zu verschiedenen Objectsabständen gehören.

Die Zahlen der ersten Spalte geben an, wie weit vor der ersten Brennebene der Objectpunkt liegt, sie ist daher der Seite 183 und 184 eingeführten Bezeichnungsweise gemäss überschrieben $p-f$. Die Zahlen der zweiten Spalte geben an, wie weit der entsprechende Bildpunkt hinter der zweiten Brennebene liegt (p^*-f^*). Die Zahlen der dritten Spalte geben den Durchmesser des Zerstreuungskreises *d* auf der fortwährend in der zweiten Brennebene verbleibenden Retina. Bei der Berechnung dieser Grösse ist von einer kleinen Correction wegen der Ablenkung der Strahlen in der Linse abgesehen worden. Die Einheit ist das Millimeter.

$p-f$	p^*-f^*	d
∞	0	0
10000	0,029	0,006
5000	0,059	0,013
2500	0,118	0,025
1250	0,236	0,050
625	0,472	0,099
312	0,946	0,193
156	1,893	0,369
78	3,786	0,675
39	7,571	1,000
19	15,511	1,819
0	∞	4,000

Diese Tabelle bestätigt anschaulich die oben gemachte Bemerkung, dass dem emmetropischen Auge 10000 mm entfernte Objecte noch merklich eben so deutlich erscheinen, wie unendlich entfernte, denn für 10000 mm Abstand ist der Durchmesser der Zerstreuungskreise erst 0,006 mm, was noch keine merkliche Undeutlichkeit veranlassen kann.

Die Emmetropie ist nur ein einziger Fall unter unzähligen möglichen, in denen die zweite Brennebene vor oder hinter der Retina liegt. Augen, bei denen die Netzhaut hinter der zweiten Brennebene liegt, heissen „myopische“, und Augen, bei denen die Netzhaut vor der zweiten Brennebene liegt, „hypermetropische“. Ein myopisches Auge wird demnach sehr ferne Objecte nicht deutlich sehen, da deren Bilder in die Brennebene fallen, welche der Definition gemäss vor der Retina liegen soll. Dagegen wird es irgend eine endliche Entfernung geben, in welche das myopische Auge deutlich sieht, denn wenn wir das Object aus unendlicher Ferne an das Auge heranrücken lassen, so bewegt sich das Bild von der zweiten Brennebene nach hinten, und es wird also für eine gewisse Lage des Objectes die hinter der Brennebene angenommene Retina erreichen. Je myopischer das Auge ist, d. h. je weiter die Retina hinter der Brennebene liegt, um so kleiner wird die Ferne sein, in welcher die deutlich gesehenen Objecte liegen. Eins dividirt durch die Sehweite ist also eine Grösse, die passender Weise als Maass der Myopie verwendet werden kann.

Da es gar keinen reellen Objectpunkt giebt, dessen Bild vor der zweiten Brennebene entsteht, so kann ein hypermetropisches Auge gar kein reelles Object deutlich sehen, weder in endlicher noch in unendlicher Ferne. Ein Strahlenbündel, das auf einem Punkte der vor der zweiten Brennebene liegenden Retina eines hypermetropischen Auges zur Vereinigung kommen soll, muss schon convergent in das Auge fallen. Es muss einem „virtuellen“ Objectpunkte entsprechen. Um die von den Punkten weit abstehender Objecte ausgehenden, annähernd parallelstrahligen Bündel in solche convergentstrahlige zu verwandeln, muss das hypermetropische Auge eine Convexlinse vor sich setzen. Je hypermetropischer ein Auge ist, einer um so stärkeren Convexlinse bedarf es, um ferne Gegenstände deutlich zu sehen. Als Maass der Hypermetropie eines Auges kann also füglich dienen der reciproke Werth der Brennweite einer Convexlinse, die das Auge braucht, um ferne Gegenstände deutlich zu sehen.

Diese Brennweite der für das hypermetropische Auge zum deutlichen Sehen in die (unendliche) Ferne erforderlichen Sammellinse kann aber auch aufgefasst werden als Abstand des deutlich sichtbaren Objectes; nur haben wir es hier zu thun mit einem virtuellen Objecte d. h. mit einem System von Centren convergent einfallender Strahlenbündel. Die Abstände von solchen sind aber mit negativem Vorzeichen in die Rechnung einzuführen. Wir können also auch sagen, das Maass der Hypermetropie ist wie das Maass der Myopie der reciproke Werth des Abstandes deutlich zu sehender Objecte.

Da aber bei der Hypermetropie dieser Abstand negativ zu rechnen ist, so sind die Hypermetropiegrade durch negative Zahlwerthe charakterisirt. Sie gehen in die positiven Myopiegrade stetig über durch den Werth o, welcher die Emmetropie darstellt. In der That ist ja nach dem angewandten Maassprincipe 1 dividirt durch die Sehweite des emmetropischen Auges d. h. $\frac{1}{\infty} = o$ das Maass von Myopie resp. Hypermetropie desselben. Es ist eben weder hypermetropisch noch myopisch.

Bei Angabe der Maasswerthe für Myopie und Hypermetropie oder allgemein des Refractionszustandes eines Auges, wird in der Augenheilkunde verabredetermassen das Meter als Längeneinheit angewandt. Als Maasseinheit ist also der Refractionszustand zu betrachten, wo die Sehweite 1^m beträgt. Man nennt diese Einheit eine „Dioptrie". Einem Auge, welches für $0{,}25^m$ eingerichtet ist, hätte man also beispielsweise einen Myopiegrad von $+\frac{1}{0{,}25}$ oder $+4$ Dioptrieen zuzuschreiben und einem Auge, welches für $-0{,}5^m$ eingerichtet ist, d. h. welches auf seiner Netzhaut Strahlenbündel zur Vereinigung bringt, die auf $0{,}5^m$ hinter ihm gelegene Punkte convergiren, einen Hypermetropiegrad von $-\frac{1}{0{,}5}$ d. h. von -2 Dioptrieen.

Die individuellen Unterschiede im Refractionszustande verschiedener Augen im Ruhezustande sind meist wesentlich bedingt durch die Lage der Netzhaut, weniger durch die Krümmung der brechenden Flächen. Stark myopisch sind hiernach meistens Augen, die von vorn nach hinten lang gestreckt sind.

Es wurde wiederholt hervorgehoben, dass die bis jetzt entwickelten Sätze nur Geltung haben für Strahlenbündel, welche die brechenden Flächen nahezu senkrecht passiren. Gerade diese sind nun zwar für den Sehact die weitaus wichtigsten, da nur eine ganz kleine polare Zone der Netzhaut, welche die Vereinigungspunkte dieser Bündel aufnimmt, die zum eigentlich genauen Sehen erforderliche Organisation besitzt; aber es fallen doch auch von weit seitlich gelegenen Objectpunkten stets Strahlenbündel sehr schräg ins Auge und geben zu Lichtempfindungen Veranlassung. Wir müssen also auch diese berücksichtigen. Die physikalische Dioptrik lehrt, dass ein sehr schräg durch ein centrirtes System von sphärischen Trennungsflächen gehendes Strahlenbündel nicht genau homocentrisch bleibt, d. h. nicht in einen Bildpunkt vereinigt wird. Es findet aber doch, wenn das Strahlenbündel einen verhältnissmässig kleinen Querschnitt

hat, an zwei Stellen eine ziemlich enge Concentration auf kleine Strichelchen statt, ähnlich wie wir es später bei der Brechung an einer nicht drehrunden Fläche sehen werden, von denen namentlich das hintere als ein Analogon eines Bildpunktes betrachtet werden kann. Die Bedingung, dass die von Objectpunkten zum Hintergrunde des Auges gelangenden Strahlenbündel einen verhältnissmässig kleinen Querschnitt haben, ist immer erfüllt, da dieser Querschnitt durch die gewöhnlich ziemlich enge Pupille begrenzt ist. Es wird also im Auge von einem weit seitwärts gelegenen Objectpunkte zwar kein eigentlich punktuelles, aber doch ein ganz kleines strichförmiges Bild zu Stande kommen. Wenn man nun die Lage dieser uneigentlichen Bilder für weit seitlich gelegene, unendlich ferne Punkte im schematischen Auge berechnet, so ergiebt sich, dass sie alle in einer krummen Fläche liegen, welche annähernd mit der gekrümmten Netzhautfläche zusammenfällt. Es ist also auch für diese seitlichen Bilder die Gestaltung des Auges möglichst zweckmässig. Besonders bemerkenswerth ist noch, dass jene einzige Trennungsfläche, welche bezüglich der nahezu senkrecht einfallenden Strahlenbündel, wie wir sahen, den ganzen brechenden Apparat würde ersetzen können, für die seitlich gelegenen Objecte dies nicht zu thun im Stande wäre. Sie würde sehr schräg einfallende parallelstrahlige Bündel schon weit vor der Netzhaut concentriren. Die Eigenschaft, vermöge welcher auch von weit seitlich gelegenen Objecten noch nahezu scharfe Bilder auf der Netzhaut entstehen, nennt man die „Periskopie" des Auges. Für diese Eigenschaft ist also die Zusammensetzung des brechenden Apparates aus mehreren Trennungsflächen von grosser Bedeutung. Erhöht wird ohne Zweifel die Periscopie noch durch den geschichteten Bau der Linse.

V. Accommodation des Auges.

Wenn ein Auge die Fähigkeit haben soll, wenigstens zu verschiedenen Zeiten weit entfernte und dicht vor ihm gelegene Objecte deutlich zu sehen, so muss es seinen dioptrischen Apparat verändern können. Man nennt diese Fähigkeit das „Anpassungsvermögen" oder „Accomodationsvermögen". Dass dem wirklichen normalen Auge diese Fähigkeit zukommt, bemerkt man sehr leicht. Man halte z. B. mitten zwischen das Auge und ein bedrucktes Papierblatt einen Schleier aus weitmaschigem Tüll, dann sieht man in einem Augenblicke die Druckschrift deutlich und die Fäden des Gewebes undeutlich, in einem andern Augenblicke die letzteren deutlich und die Druckschrift undeutlich. Man bemerkt, dass der Uebergang von dem einen zum andern Zustande des Auges ein willkürlicher Akt ist.

Das Auge kann also zu verschiedenen Zeiten in sehr verschiedenem Grade myopisch sein, und es kann sogar ein Auge, das zu einer Zeit emmetropisch oder gar hypermetropisch ist, zu anderer Zeit myopisch sein.

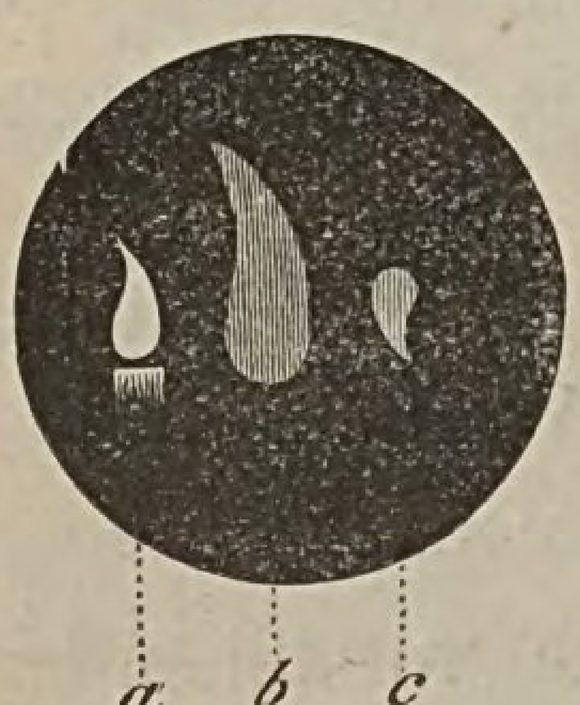
Bei künstlichen optischen Werkzeugen, wo ein deutliches optisches Bild auf einer Tafel aufgefangen werden soll, bewerkstelligt man die Anpassung an verschiedene Objectabstände bekanntlich dadurch, dass man diese Tafel geradezu in der Ebene des Bildes aufstellt, ohne den dioptrischen Apparat, der das Bild liefert, selbst zu verändern. So macht es z. B. der Photograph mit seiner *Camera obscura*. Es lässt sich jedoch von vornherein kaum annehmen, dass dies beim Auge auch der Fall sein sollte. Sieht man z. B. die obige Tabelle genauer an, so zeigt sich, dass man die Netzhaut um beinahe 2^{mm} nach hinten verschieben müsste, wenn sie das von dem unverändert gebliebenen dioptrischen Apparate gelieferte Bild eines etwa 15^{cm} abstehenden Punktes auffangen sollte. Bei der grossen Spannung der äusseren Augenhüllen würde eine solche Verlängerung des ganzen Bulbus eine kaum zu lösende Aufgabe für die schwachen Muskelkräfte sein, die hier überhaupt ins Spiel treten können. Ueberdies würde eine Verlängerung des Bulbus von hinten nach vorn doch nicht ohne Veränderung der durchsichtigen Trennungsflächen geschehen können.

In Wirklichkeit wird die Anpassung des Auges an verschiedene Entfernungen oder die Veränderung seines Myopiegrades (Emmetropie und Hypermetropie als Nullwerth resp. negative Werthe eingeschlossen) auf andere Weise bewerkstelligt. Die äussere Oberfläche des Augapfels in ihrer ganzen Ausdehnung — Hornhaut sowohl als Sclera — bleibt ungeändert und es bleibt also auch die Netzhaut in gleicher Entfernung von der Hornhaut. Es ändert sich nur die Gestalt der Linse. Es ist nun ohne Weiteres in der Anschauung klar, dass irgend ein Strahlenbündel um so früher zur Vereinigung gebracht wird, je stärker die Linsenflächen gewölbt sind, d. h. je kleiner die Krümmungshalbmesser dieser Flächen sind.

Die Veränderungen, welche die Linsenflächen bei der Einrichtung des Auges für die Nähe erleiden, lassen sich in der Wirklichkeit beobachten und sogar quantitativ ziemlich genau bestimmen. Es dienen hierzu die Bilder eines leuchtenden Gegenstandes, welche den Lichtreflexionen an der vorderen und hinteren Linsenfläche ihre Entstehung verdanken — die Sanson'schen oder Purkinje'schen Bildchen. Sie sind für dasselbe Object zwar weit weniger hell als das durch Reflexion an der vorderen Hornhautfläche erzeugte Bild, aber immerhin sichtbar und messbar. Wie aus der gemessenen Grösse und Lage der Bilder die Krümmung der betreffenden Flächen und

die Lage ihrer Scheitel mit Hilfe einiger anderen, ebenfalls messbaren Grössen berechnet wird, kann hier nicht entwickelt werden, doch wird man auch ohne Rechnung überzeugt sein, dass die Bilder unter sonst gleichen Umständen um so kleiner sein müssen, je stärker die Flächen gekrümmt sind. Von den fraglichen Bildchen und sogar vom Sinne ihrer Veränderungen bei der Einrichtung für die Nähe kann man sich übrigens ohne messende Versuche eine Anschauung verschaffen. Man stelle in einem recht finsteren Zimmer in einer Entfernung von etwa $0{,}5^{m}$ vor dem zu beobachtenden Auge, ein wenig seitwärts von seiner Sehaxe und in gleicher Höhe mit ihm, eine stark leuchtende Kerzenflamme auf; das Auge des Beobachters stellt sich nun in eben der Höhe auf die andere Seite der Sehaxe des beobachteten Auges und sieht in die Pupille des letzteren aus bequemer Entfernung in einer Richtung, welche mit der Sehaxe des beobachteten Auges ungefähr denselben Winkel (am besten etwa von $15-20^{0}$) bildet, wie die Verbindungslinie des letzteren mit der Flamme. Der Beobachter sieht dann zunächst nach der Seite der Flamme im beobachteten Auge das allgemein bekannte kleine aufrechte Bildchen, das dem Hornhautreflex sein Dasein verdankt (es braucht nicht nothwendig im Bereiche der Pupille zu liegen). Bei einiger Aufmerksamkeit, und namentlich mit Hilfe einiger prüfenden kleinen Bewegungen mit dem Kopfe nach rechts und links, findet er dann aber noch zwei mattere Lichtscheine — stets im Bereiche der Pupille: der eine (zunächst dem Hornhautreflex) stellt ein etwas grösseres aufrechtes, jedoch sehr verwaschenes mattes Bildchen der Flamme dar. Der andere ist ein etwas helleres verkehrtes Bildchen derselben, das aber dem Hornhautreflex doch lange nicht an Helligkeit gleich kommt. Es ist noch kleiner als dieser. In Fig. 20 bedeutet der schwarze Kreis die Pupille des beobachteten Auges. Die drei Flammenbildchen sind darin gezeichnet, wie man sie etwa sehen würde, wenn die Kerze vom Standpunkte des Beobachteten aus rechts, der Beobachter links stände. Das Bildchen über *a* ist der Hornhautreflex, das über *b* rührt von der vorderen, das über *c* von der hinteren Linsenfläche her. Das Bildchen *b* muss, wie die Rechnung zeigt, weit (in der Regel etwa 8^{mm}) hinter der Ebene der Pupille liegen. Es verschwindet daher auch hinter deren Rand bei den leichtesten Bewegungen des beobachtenden Auges oder des Lichtes. Weit weniger leicht geschieht dies mit dem Bildchen *c*, das ziemlich in die Pupillenebene fällt, daher übrigens ebenso wie *b* und *a* virtuell ist, da alle drei nicht im letzten Medium — hier Luft — liegen.

Fig. 20.



Es sei bei diesem Versuche gleich vorläufig ziemlich nahe (vielleicht 0,1^{m}) vor dem beobachteten Auge in seiner Sehaxe ein geeignetes Object, etwa eine Nadelspitze aufgesteckt. Während man die drei Bildchen im Auge behält, fordre man nun das beobachtete Auge auf, dieses Gesichtsobject zu fixiren, d. h. sich für die Nähe einzurichten, während es bisher anstrengungslos in die Ferne sah. Sofort wird man an dem mittleren Bildchen *b* eine merkbare Verkleinerung wahrnehmen. Es nähert sich gleichzeitig ein wenig dem Hornhautbildchen. Dieses und das Bildchen *c* lassen keine merkbare Veränderung wahrnehmen.

Dem Plane nach ähnliche Versuche mit messenden Apparaten haben mit voller Sicherheit ergeben:

„Die Einrichtung für die Nähe wird bewirkt durch Vergrösserung der Krümmung beider Linsenflächen, d. h. Verkleinerung ihrer Halbmesser; der hintere Linsenscheitel bleibt dabei an Ort und Stelle, der vordere rückt etwas vor, so dass der Abstand beider etwas grösser wird.“

Aus den numerischen Ergebnissen an verschiedenen normalen Augen im Zustande angestrengtester Accommodation für die Nähe ausgeführter Messungen kann man nun abgerundete Werthe der dioptrisch massgebenden Grössen ableiten, welche das für möglichst kleinste Entfernung eingestellte schematische normale Auge darstellen. Die Werthe sind mit den oben (S. 189) für das fernsehende schematische Auge schon einmal gegebenen Werthen nachstehend tabellarisch zusammengestellt.

	Fernsehend	Nahesehend
Halbmesser der Hornhaut	8,0^{mm}	8,0^{mm}
„ „ vorderen Linsenfläche	10,0	6,0
„ „ hinteren Linsenfläche	6,0	5,5
Entfernung des vord. Linsenscheitels vom Hornhautscheitel	3,6	3,2
Entfernung des hint. Linsenscheitels vom Hornhautscheitel	7,2	7,2

Die Brechungsindices bleiben dieselben.

Legt man diese neuen Zahlen der zweiten Spalte vorstehender Tabelle der Rechnung zu Grunde, so ergiebt sich, dass man das neue System annähernd würde ersetzen können durch eine Kugelfläche, welche Luft von Glaskörper trennt, deren Scheitel 2,26^{mm}, deren Centrum 6,79^{mm} hinter dem Hornhautscheitel läge, deren Halbmesser also 4,53^{mm} betrüge. Die Brennweiten des so eingerichteten Auges wären dann $f = 13,37$ und $f^* = 17,89$. Beachten wir nun,

dass die Netzhaut an ihrer alten Stelle, also $22{,}1^{mm}$ hinter der Hornhaut geblieben ist, so können wir leicht berechnen, für welche Entfernung das Auge jetzt eingerichtet ist. Wir brauchen nur in die dioptrische Grundformel, für den Bildabstand (p^*), die Entfernung der Netzhaut von der neuen idealen brechenden Fläche, 22,1—2,26 = 19,84, einzusetzen und den dazu gehörigen Objectabstand (p) zu berechnen, d. h. den Werth von p zu berechnen aus der Gleichung $\frac{13{,}37}{p} + \frac{17{,}89}{19{,}84} = 1$; das giebt $p = 136^{mm}$.

Das ursprünglich emmetropisch gedachte schematische Auge wäre also durch die angenommenen Veränderungen seiner Linse eingerichtet für das Sehen eines etwa 136—2,26 oder in runder Zahl 134^{mm} vor seiner Hornhaut gelegenen Objectes, oder anders ausgedrückt, das ursprünglich emmetropisch gedachte Auge hätte sich verwandelt in ein myopisches, dessen Myopiegrad $\left(\frac{1}{0{,}134} =\right)$ 7,4 Dioptrieen beträgt. Dies Resultat entspricht ganz der Leistung des Accommodationsvermögens eines jugendlichen Auges.

Es versteht sich von selbst, dass nicht allen Augen gleich grosses Accommodationsvermögen zukommt, und es ist daher namentlich für die praktische Augenheilkunde von Wichtigkeit, ein Maassprincip zu besitzen, nach welchem der Werth des Accommodationsvermögens eines bestimmten Auges numerisch ausgedrückt werden kann. Man könnte auf den ersten Blick meinen, als Maass des Accommodationsvermögens könne einfach dienen das sogenannte „Accommodationsspatium“, oder der Unterschied zwischen dem „Fernpunktsabstand“ und dem „Nahepunktsabstand“, wo unter Fernpunktsabstand die grösste, unter Nahepunktsabstand die kleinste Entfernung verstanden wird, für welche sich das Auge einrichten kann. Diese Grösse eignet sich aber schon darum nicht zum Maasse des Accommodationsvermögens, weil sie oft unendliche Werthe erlangt, nämlich in allen Fällen, wo unter den möglichen Refractionszuständen die Emmetropie — Einstellung für unendliche Ferne — vorkommt. Man sieht aber auch leicht, dass die Veränderungen, welche nöthig sind, um verschiedene Strecken des Accommodationsspatiums zu bewältigen, keineswegs diesen Strecken proportional sind. So haben wir weiter oben (S. 189) gesehen, dass zum Uebergang von unendlicher Ferne auf etwa 10^{m} Abstand gar keine Veränderung des Auges nöthig ist, dagegen zum Uebergang von etwa 10^{m} auf $0{,}134^{m}$ die in der Tabelle S. 195 verzeichneten. Das zweckmässigste Maass für den Werth des Accommodationsvermögens, welches heutzutage in der Augenheilkunde allgemein angenommen ist, bildet die Differenz zwischen dem reci-

proken Werth des Nahepunkts- und des Fernpunktsabstandes $\frac{1}{N} - \frac{1}{F}$, wenn man jenen Abstand mit N, diesen mit F bezeichnet. Mit andern Worten heisst dies: das Maass des Accomodationsvermögens ist die in „Dioptrieen“ ausgedrückte Differenz der Myopiegrade, welche dem Auge bei Einstellung auf seinen Nahepunkt und auf seinen Fernpunkt zukommt. Hiernach wäre unserem schematischen Auge ein Accommodationsvermögen zuzuschreiben von $\frac{1}{0,134} - \frac{1}{\infty} = 7,46$ Dioptrieen. In dies Maassprincip fügen sich auch die hypermetropischen Augen ohne weiteres ein. Nehmen wir an, um ein anderes Beispiel zu geben, der Fernpunkt eines Auges liege in $-0,5^{m}$ Abstand, d. h. das Auge wäre auf ihn eingerichtet ein hypermetropisches, sein Nahepunkt liege $+0,2^{m}$ vor ihm, dann wäre der Werth seines Accommodationsvermögens zu schätzen $= \frac{1}{0,2} - \frac{1}{-0,5} = 7$ Dioptrieen, also ungefähr ebenso gross wie im ersten Beispiel. Nehmen wir als drittes Beispiel ein Auge mit einem Fernpunktabstand von $0,25^{m}$ und einem Nahepunktabstand von $0,09^{m}$. Sein Accommodationsvermögen hätte dann den Werth von $\frac{1}{0,09} - \frac{1}{0,25}$, d. h. ebenfalls ziemlich genau 7 Dioptrieen.

Es ist gut zu bemerken, dass zwei Accommodationsvermögen, welche nach diesem Maassprincipe gemessen denselben Werth haben, auch praktisch gleichwerthig sind. Wenn man nämlich jedem eine Zerstreuungslinse (resp. Sammellinse) vorsetzt, die es befähigt, bei seiner Einstellung für den Fernpunkt, unendlich entfernte Objecte deutlich zu sehen, so beherrschen beide, mit diesen Gläsern bewaffnet, dasselbe objective Accommodationsspatium, wie eine sehr einfache Rechnung ergiebt.

Das Accommodationsvermögen nimmt bei allen Augen sehr regelmässig ab mit zunehmendem Lebensalter. Im 10^{ten} Lebensjahre hat es normalerweise den Werth von etwa 15 Dioptrieen, im 20^{ten} von 11, im 30^{ten} von 7, im 40^{ten} von 4, im 50^{ten} von 2 und nach dem 60^{ten} bleibt nur ein Rest von etwa 1 Dioptrie übrig.

Es ist nun zu untersuchen, durch welchen Mechanismus die Aenderungen der Linsengestalt hervorgebracht werden, deren dioptrische Wirkungen wir soeben kennen gelernt haben.

Die undurchsichtigen Theile des Auges erleiden bei der Anpassung für die Nähe folgende leicht von aussen sichtbaren Veränderungen:

1. der äussere Irisrand weicht nach hinten, hebt sich sogar merklich von der Hornhaut ab, der er beim Fernsehen anlag; umgekehrt geht der Pupillenrand, der ja auf der vorderen Linsenfläche unmittelbar aufliegt, mit dieser beim Sehen in die Nähe etwas nach vorn. Um sich bei der Beobachtung der Iris von den Verzerrungen unabhängig zu machen, welche die vor ihr liegende Kugel von *humor aqueus* hervorbringt, passt man ein Kästchen voll Wasser mit zwei ebenen Glaswänden (Orthoskop) an das Gesicht an.

2. Noch leichter bemerkt man, und es bedarf dazu keiner künstlichen Vorrichtungen, dass die Pupille sich stets, alle anderen Umstände gleich gesetzt, beim Nahesehen verengert. Dies ist jedoch nicht dahin zu verstehen, dass mit einer bestimmten Accommodation eine bestimmte Pupillenweite nothwendig verknüpft ist. Auf die letztere Grösse haben vielmehr noch andere Ursachen Einfluss, zunächst die gesammte ins Auge, besonders aber die auf den gelben Fleck der Netzhaut fallende Lichtmenge. Je grösser sie ist, desto enger wird das Sehloch, vermöge einer reflectorischen Beziehung zwischen dem Sehnerven und den Bewegungsnerven des *sphincter pupillae*. Es kann also wohl vorkommen, dass die Pupille eines nach hellen Gegenständen fernsehenden Auges enger ist, als wenn dasselbe Auge einen nahen, aber nur schwach leuchtenden Gegenstand deutlich sieht. Wenn blos in das eine Auge mehr Licht fällt, so wird auch die Pupille des andern Auges enger. Ferner wird die Pupille um so enger, je mehr die Augenaxen convergiren, auch wenn (was freilich nicht Jedem gelingt) derselbe Accommodationszustand beibehalten wird. Einige Gifte, vorzugsweise Atropin (am meisten bei örtlicher Anwendung), lähmen den *sphincter pupillae*, ein anderes unter dem Namen Physostigmin oder Eserin bekannte Gift bringt den *sphincter pupillae* zu krampfhafter Contraction. Das Wechselspiel der Erweiterung und Verengerung der Pupille wird durch die abwechselnde Erregung von Nervenfasern bedingt, die auf sehr verschiedenen Wegen zur Iris gelangen. Der innere Kreismuskel der Iris (*sphincter pupillae*) erhält seine Bewegungsfasern aus dem Oculomotorius, durch die *radix brevis* des *ganglion ciliare*. Die radiären Fasern der Iris (*diladator pupillae*) erhalten ihre motorischen Nervenfasern aus dem Halstheil des Sympathicus, durch die *radix sympathica* des *ganglion ciliare*. Das nächste Centrum dieser Erweiterungsnerven ist das sogenannte *centrum ciliospinale* im unteren Halsmarke. Das Centrum für den *sphincter pupillae* liegt am Boden des dritten Hirnventrikels.

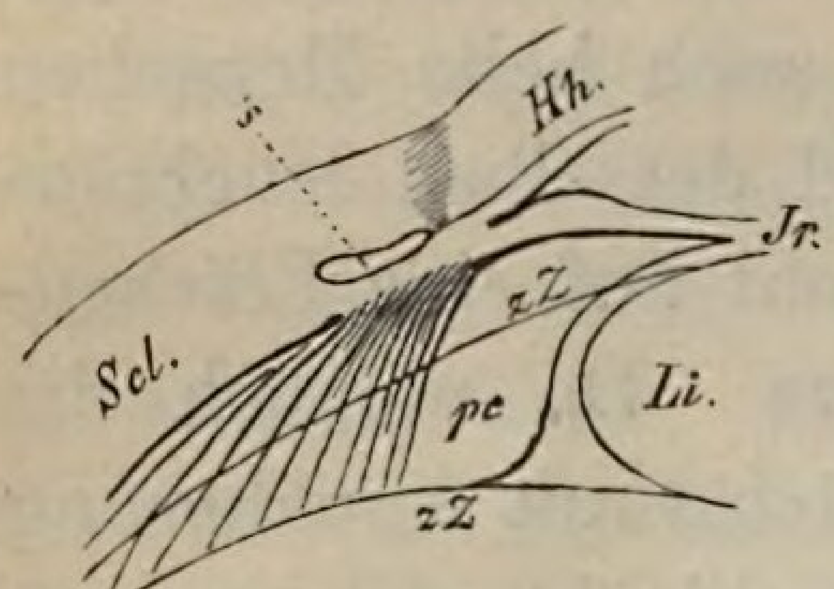
Es fragt sich nun, ob diese gradezu sichtbaren Veränderungen der Iris zur Vorwölbung der Linse beim Nahesehen etwas beitragen.

Allerdings kann man sich vorstellen, die Iris liege beim Fernsehen auf der vorderen Wölbung der Linse ganz auf; ziehen sich jetzt nicht nur die Kreisfasern, sondern auch die radiären Fasern zusammen, so müssen die letzteren, indem sie den gespannten Ring des Pupillenrandes nicht erweitern können, streben, wenigstens ihre bisherige nach vorn gebogene Lage mit einer vom Ursprung zum Ansatze gehenden geraden zu vertauschen. Sie würden so die Randtheile der Linse abflachen, und um den dadurch vorn leer gewordenen Raum auszufüllen, müsste sich dann die Linse in die Pupille hinein vorwölben. Am Seehundsauge hat man, diese Annahme bestätigend, einen Abdruck des Pupillenrandes auf der Linse bemerkt, wenn es unmittelbar vor der Dissection elektrisch gereizt war. In der That mag beim Seehundsauge, das zum Sehen im Wasser colossaler Accommodationsveränderungen bedarf, die hier in Rede stehende Hilfe der Iris in ausgedehntem Maasse in Anspruch genommen sein. Beim Menschen ist sie schwerlich von Bedeutung. Bei ihm liegt in den meisten Fällen der peripherische Theil der Iris wohl nicht unmittelbar auf der Linse. Es würde also bei dem gedachten Vorgange zunächst Flüssigkeit (nicht Linsensubstanz) durch das Sehloch hervorgepresst werden. In vielen Fällen hat man auch die Iris beim Fernsehen gar nicht gekrümmt gefunden, so dass eine Geradstreckung der radiären Fasern nicht erst beim Nahesehen stattzufinden brauchte. Ganz ohne teleogische Bedeutung ist indessen auch beim Menschen die Verengerung der Pupille nicht. Von ein und derselben leuchtenden Fläche würde sonst aus der Nähe mehr Licht auf eine Flächeneinheit der Netzhaut fallen als aus der Ferne. Da nämlich die Pupillenebene vor dem Knotenpunkt liegt, so wächst mit Annäherung einer leuchtenden Fläche die Oeffnung der Strahlenbündel rascher als die Grösse des Netzhautbildes.

Die Hauptrolle bei der Accommodation spielt ein anderer Muskel, der Ciliarmuskel, *m. Cramptonianus s. m. tensor choroideae.* Die Fasern dieses Muskels, im weitesten Sinne gefasst, entspringen von dem derben Fasergewebe, in welches die *membrana Descemetii* am Rande der Hornhaut, ungefähr der inneren Wand des Schlemm'schen Kanales entlang, übergeht. Sie bilden auf jedem Meridianschnitte von dem Punkte aus, wo dieser den als Ursprung soeben bezeichneten Ring trifft, eine Ausstrahlung, deren vorderste und zugleich kürzeste Fasern in die Ciliarfortsätze eintreten, während die hintersten in Meridianrichtungen in die Choroidea eingehen, in deren Gewebe sie sich verlieren. Mit Hilfe folgender Annahme kann man sich die Vorwölbung der Linse durch Spannung dieses Muskels erklären. Die Gleichgewichtsfigur, welche der Linse zukommt vermöge ihrer eigenen

elastischen Kräfte, ist nicht diejenige, welche sie im lebenden Auge bei Unthätigkeit aller contractilen Elemente hat, sondern ist stärker gewölbt und wohl sogar noch stärker als die Gestalt, welche sie bei vollem Aufgebot der Accommodationsanstrengung annimmt. Diese Ansicht wird bekräftigt durch die Thatsache, dass herausgeschnittene Linsen sich fast immer stärker gewölbt und dicker fanden, als die Linsen von lebenden Augen, welche im fernsehenden Zustande der Messung unterworfen wurden. Die Gestalt der fernsehenden Linse würde also entsprechen einem Gleichgewicht zwischen den eigenen elastischen Kräften derselben, die sie dicker und gewölbter zu machen, und fremden Kräften, welche sie abzuflachen streben. Diese fremden Kräfte können wir suchen in einem radiären Zuge der *zonula Zinnii*, hervorgebracht durch die besonderen Ernährungsverhältnisse des Glaskörpers. Uebt nämlich dieser fortwährend einen starken Druck von innen auf die ihn straff umgebende Glashaut aus, so muss die mit ihr zusammenhängende Zonula an der Linsenkapsel mit einer dem Drucke entsprechenden Kraft in allen radialen Richtungen ziehen, und dieser Zug setzt sich bei einer gewissen Abflachung der Linse mit ihrer inneren Elasticität ins Gleichgewicht. In dieses Gleichgewicht muss offenbar jede Spannungszunahme des *musculus ciliaris* störend eingreifen. Fig. 21 giebt davon eine Anschauung. Sie stellt einen Theil des Meridianschnittes durchs Auge (vergrössert) dar, in der Gegend der Ciliarfortsätze (*p. c.*). Sie bedarf keiner ausführlichen Erklärung, da die Anfangsbuchstaben der anatomischen Benennung (*Hh*: Hornhaut etc.) überall den betreffenden Gegenden eingeschrieben sind. Es ist also nur hervorzuheben, dass die unter *s* (*canalis Schlemmii*) beginnenden Linien, welche nach hinten und links ausstrahlen, die Zugrichtungen der Fasern des Ciliarmuskels bedeuten; man sieht, dass sie überall, wo sie die eine oder die andere Platte der *zonula Zinnii* (*z Z*) treffen, mit der Tangente daselbst einen nach rechts spitzen Winkel bilden. Die Zusammenziehung dieser Muskelfasern muss also die entfernteren Theile der Zonula herbeiholen und die Spannung des an der Linsenkapsel befestigten Saumes vermindern. Dadurch wird das Bestreben der Linse, sich zu verdicken, in Freiheit gesetzt und sie wölbt sich stärker, wie es zur Accommodation für die Nähe erfordert wird.

Fig. 21.

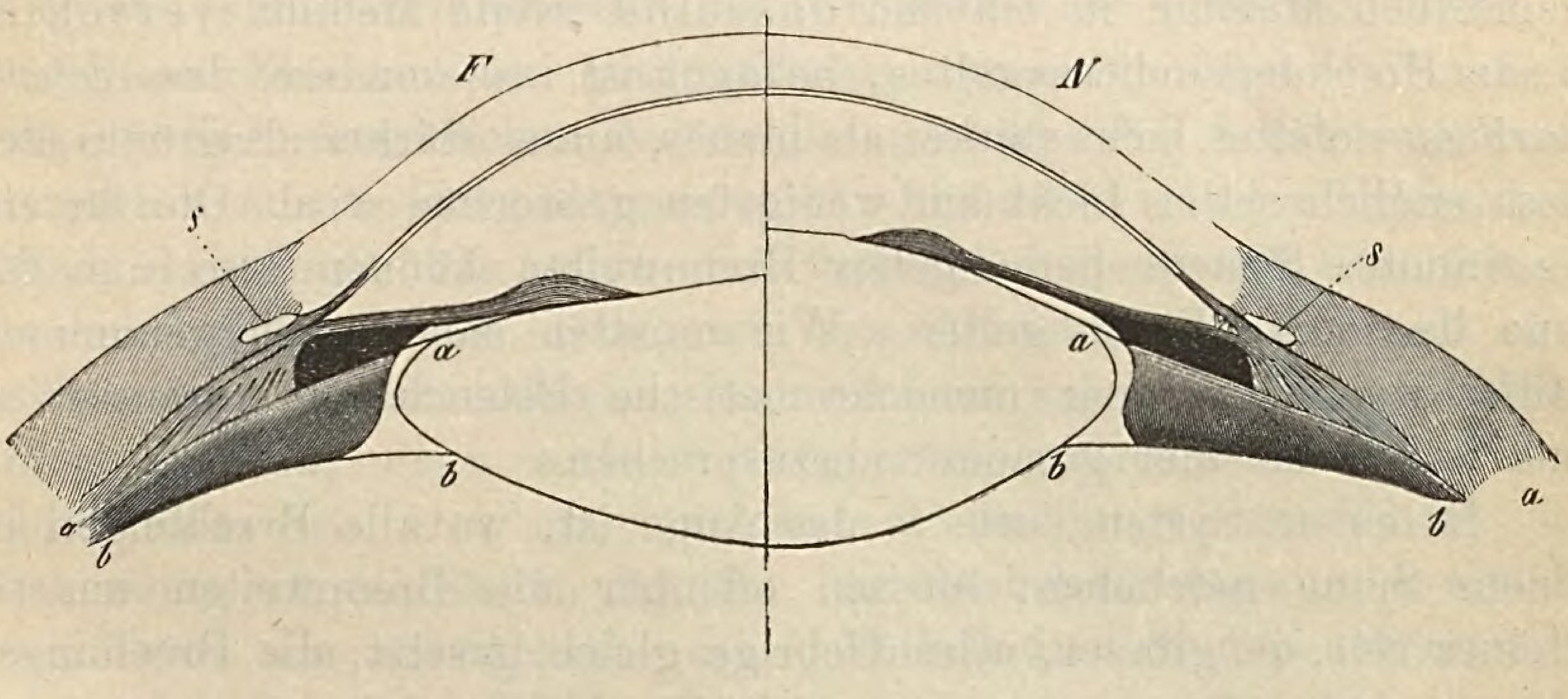


Es ist ersichtlich, dass bei dem beschriebenen Vorgange die Glashaut in der Aequatorialgegend etwas von der Sclerotica entfernt werden, dass also der Choroidealraum an Dicke etwas zunehmen muss. Da dieser Raum nicht leer bleiben kann, so füllt er sich mit Blut an.

Die Möglichkeit dazu ist in den dünnwandigen Choroidealvenen gegeben. Dem entsprechend muss ein Theil des Glaskörpers, der sein Gesammtvolum nicht verändern kann, nach vorn ausweichen — wohl namentlich der Rand der tellerförmigen Grube. Hierfür dürfte umgekehrt durch Blutaustritt aus dem Ciliarkörper der Raum gewonnen werden.

Nach der vorstehend entwickelten Anschauung vom Mechanismus der Accommodation ist das Auge im Ruhezustande für seinen Fernpunkt eingestellt, oder mit anderen Worten sein Myopiegrad ein Minimum, und nur der Uebergang zur Einstellung für kleinere Entfernung oder nur die Steigerung des Myopiegrades ist ein activer Vorgang. Die Wiedereinstellung auf grössere Ferne wird blos durch Nachlass der Anstrengung des *musculus ciliaris* bewerkstelligt. Dass dies in Wirklichkeit der Fall ist, dafür giebt schon die Selbstbeobachtung unzweideutiges Zeugniss, denn nur der Uebergang zur Einstellung für kleinere Entfernung ist mit dem Gefühle der Anstrengung verknüpft. Es spricht dafür ferner die Thatsache, dass das lange geschlossen gewesene Auge sich stets, beim plötzlichen Oeffnen der Lider, als auf seinen Fernpunkt eingestellt zeigt. Der Akt der Anpassung für die Nähe nimmt eine Zeit von etwa 1,6″ in Anspruch. Schneller, nämlich in etwa 0,8″, kann die Rückkehr in die Ruhestellung (Einstellung für die Ferne) bewerkstelligt werden.

Fig. 22.



In Fig. 22 sind die Resultate übersichtlich dargestellt. Sie giebt einen Meridianschnitt durch die vorderen Theile des Auges in 5maliger Vergrösserung. Die linke *F* überschriebene Hälfte der Figur stellt die Theile in der Gestalt und Lage dar, welche dem Fernsehen, die rechte, *N* überschriebene Hälfte in der, welche dem Nahesehen entspricht.

Welche Nerven den Accommodationsapparat in Bewegung setzen, ist nicht vollständig bekannt. Aeste des Oculomotorius, wie man am ersten vermuthen sollte, scheinen es nicht ausschliesslich zu sein. Man hat wenigstens beobachtet, dass bei vollständiger Lähmung der übrigen vom Oculomotorius abhängigen Muskeln (auch des *sphincter pupillae*) das Accommodationsvermögen fast ungeschwächt fortbestand.

Der Accomodationsapparat ist dem Willen unterworfen, wie die Skeletmuskeln. Seine Erregung verknüpft sich sehr gern mit der Erregung derjenigen Muskeln, welche die Augenaxen convergiren machen, so dass die Augen in der Regel gerade für den Durchschnittspunkt ihrer Axen auch dioptrisch eingerichtet sind. Ein gewisser Betrag accommodativer Veränderung ist aber in jeder bestimmten Convergenzstellung noch möglich. Dieser Betrag in Dioptrieen ausgedrückt heisst die „relative Accommodationsbreite", eine für die praktische Augenheilkunde wichtige Grösse.

Den bisherigen Betrachtungen lag die Annahme zu Grunde, dass beim Uebergang von Licht aus einem Medium unseres Systems in das folgende ein bestimmter Brechungsindex gelte. Unter dieser Annahme sind namentlich auch die Brennweiten des schematischen Auges berechnet. Dieselben würden natürlich sofort anders ausfallen sowie andere numerische Werthe der Berechnungsindices in die Rechnung eingeführt würden. Es ist aber aus der Physik bekannt, dass für den Uebergang verschiedener Lichtarten aus ein und demselben Medium in ein und dasselbe zweite Medium verschiedene Brechungsindices gelten, bekannt ist insbesondere, dass *ceteris paribus* violettes Licht stärker als blaues, dieses stärker als grünes etc., dass endlich rothes Licht am wenigsten gebrochen wird. Die für ein bestimmtes System berechneten Brennweiten können also nur für eine bestimmte Farbe gelten. Wir mussten daher strenggenommen stillschweigend immer monochromatische Beleuchtung voraussetzen und haben das hier geradezu auszusprechen.

In einem System, wie es das Auge ist, wo alle Brechungen in einem Sinne geschehen, müssen offenbar die Brennweiten um so kleiner sein, je grösser, alles Uebrige gleich gesetzt, die Brechungsindices sind. Gegen ein blaues Lichtstrahlenbündel muss sich also dasselbe Auge als ein System mit kürzeren Brennweiten verhalten — es früher zur Vereinigung bringen als ein rothes Strahlenbündel, weil eben für die blauen Strahlen grössere Brechungsindices gelten als für die rothen. In der That ist auch ein Auge für homogene blaue Beleuchtung myopischer als für homogene rothe. In nicht homogener Beleuchtung müssen nothwendig selbst bei bestmöglicher

Einstellung Zerstreuungskreise statt punktueller Bilder entstehen. Da dieselben aber wegen des geringen Zerstreuungsvermögens der Augenflüssigkeiten sehr klein sind, so stören sie den Sehact nicht und eine weitere Verfolgung der chromatischen Abweichung bietet kein Interesse.

VI. Der normale Astigmatismus.

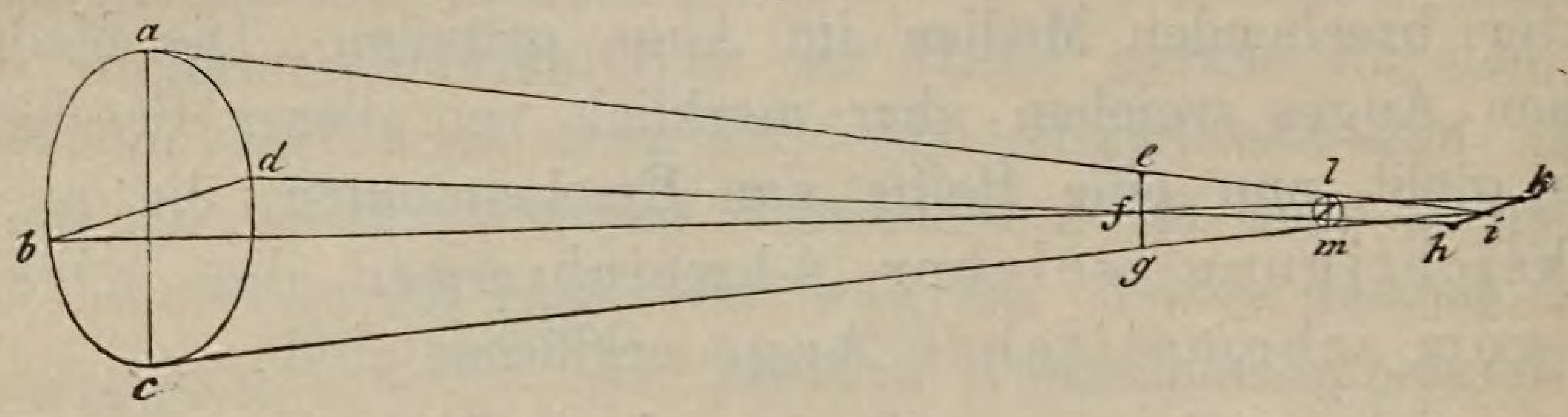
Die Erklärung aller bisher betrachteten Erscheinungen konnten wir auf die Annahme vollkommen homogener, vollkommen sphärisch begrenzter brechenden Medien im Auge gründen. Die Medien des wirklichen Auges weichen aber merklich von dieser Beschaffenheit ab. Es giebt nun eine Reihe von Erscheinungen, die nur durch Berücksichtigung solcher Abweichungen des wirklichen Auges vom schematischen Auge erklärbar sind.

Man ziehe auf weisses Papier einen Stern von acht feinen schwarzen Linien, die sich alle in einem Punkte schneiden, je zwei benachbarte unter einem Viertheil von einem rechten Winkel. Man betrachte jetzt diesen Stern in wechselnder Entfernung recht aufmerksam mit einem Auge und man wird finden, dass nur eine jederzeit mit vollendeter Deutlichkeit gesehen wird. Erscheint beispielsweise die lothrechte Linie deutlich, so erscheinen die übrigen weniger scharf, am wenigsten die wagrechte. Erscheint aus anderer Entfernung oder bei einer anderen Accommodation die wagrechte vollkommen deutlich, so erscheint die lothrechte am verwaschensten.

Diese Erscheinung, Astigmatismus genannt, rührt davon her, dass die Trennungsflächen des Auges nicht um die Axe herum vollkommen symmetrisch gekrümmt sind. Reduciren wir der Einfachheit wegen das Auge, wie schon mehrfach geschehen, auf eine einzige brechende Fläche und stellen wir uns dieselbe nicht mehr als eine vollkommene Rotationsfläche vor, sondern jeden Schnitt derselben durch die Axe, wenn auch nur sehr wenig, verschieden gekrümmt, und denken wir uns, um bestimmte Vorstellungen zu haben, die Krümmung im vertikalen Schnitte am stärksten, dann muss sie im wagrechten am schwächsten sein. Fällt jetzt auf diese Fläche ein Strahlenbündel, so wird es durch die Brechung nicht mehr in ein homocentrisches Bündel verwandelt, selbst wenn alle Einfallswinkel klein sind, sondern in ein Bündel, dessen Gestalt Fig. 23 auschaulich macht. Sei a b c d der kreisförmige Umfang unserer Fläche in perspectivischer Ansicht und b d der vertikale, a b der horizontale Schnitt, auf sie falle von links her ein homocentrisches Strahlenbündel; da die Krümmung im vertikalen Schnitte am stärksten

ist, so werden die auf diesen fallenden Strahlen des Bündels am frühesten, etwa im Punkte *f*, zur Vereinigung kommen. Die durch den horizontalen Schnitt der Fläche gehenden Strahlen kommen erst später, etwa in *i*, zur Vereinigung. Es lässt sich nun beweisen, dass alle übrigen Strahlen des Bündels nahezu durch eine kleine horizontale gerade Linie bei *f* (in der Figur *e g*) und durch eine kleine vertikale Linie bei *i* (*h k*) gehen müssen. Zwischen *f* und *i* sind die Querschnitte des Bündels im Allgemeinen Ellipsen und darunter eine bei

Fig. 23.



l m, welche so hoch als breit — ein Kreis — ist. Diese ganze Strecke, auf welcher die Strahlen des Bündels am nächsten beisammen, wenn auch nirgends in einem Punkte vereinigt sind, hat man die „Brennstrecke“ genannt. Fällt nun das hintere Ende der Brennstrecke für leuchtende Punkte in einem gewissen Abstande in die Netzhaut, so wird das Bild einer vertikalen Linie scharf erscheinen, denn jeder leuchtende Punkt bildet sich auf der Netzhaut als kleine vertikale Linie ab. Das Zerstreuungsbild jedes Punktes hat keine merkliche Breite, kann also zu Verwischung einer Grenze zwischen rechts und links nicht beitragen. Aus demselben Grunde wird in diesem Falle eine horizontale Linie nicht scharf gesehen werden, denn die Zerstreuungsbilder können vermöge ihrer sehr merklichen Höhe wohl beitragen zur Verwischung einer Grenze zwischen oben und unten. Das Umgekehrte, nämlich dass horizontale Linien scharf, vertikale verwaschen erscheinen, muss natürlich statthaben, wenn das vordere Ende der Brennstrecke mit der Netzhaut zusammenfällt. Fällt sie mit der Mitte der Brennstrecke zusammen, so erscheinen weder die einen noch die anderen vollkommen, beide aber gleich scharf.

Ob wir in einem gegebenen Falle wirklich dem horizontalen Schnitte, wie soeben angenommen wurde, oder vielleicht dem vertikalen oder einem schrägen Schnitte derjenigen Fläche, auf welche das Auge zu reduciren ist, die schwächste Krümmung zuschreiben müssen, darüber können wir durch einen einfachen Versuch mit der oben erwähnten Sternfigur leicht entscheiden, wenn wir zuvor Folgendes überlegen. Mit Annäherung des Objectes ans Auge rückt,

bei gleichbleibendem Accommodationszustande, die ganze Brennstrecke nach hinten. Sie verlängert sich gleichzeitig, was aber hier ohne Bedeutung ist. Wir wollen das Auge mit Aufbietung des ganzen Accommodationsvermögens für den Nahepunkt eingerichtet denken. Gehen wir nun mit unserer Sternfigur an das Auge heran, so wird ein Moment kommen, wo die hinteren Enden der Brennstrecken die Netzhaut überschreiten; in diesem Momente sieht das Auge eine Linie der Sternfigur deutlich. Gehen wir noch näher mit derselben ans Auge, so überschreiten nun zuletzt auch die vorderen Enden der Brennstrecken die Netzhaut. In diesem Augenblicke sieht das Auge die auf jener senkrechte Linie der Sternfigur deutlich. Wird die Figur noch mehr genähert, so kann keine Linie derselben mehr vollkommen scharf gesehen werden. Es ist nun nach der obigen Auseinandersetzung offenbar, dass die Linie der Sternfigur, welche bei Annäherung derselben ans Auge zuletzt noch deutlich gesehen werden kann, mit dem Schnitte der schwächsten Krümmung in eine Ebene fällt. Liegt der Fernpunkt des fraglichen Auges in handlicher Entfernung, so kann man ihn natürlich zu derselben Entscheidung benutzen. Liegt er in unendlicher Ferne, so kann man ihn durch Vorsetzen einer Convexlinse vor das Auge in endliche Entfernung bringen. Die Linie des Sternes, welche bei Entfernung vom ruhenden Auge noch zuletzt deutlich gesehen werden kann, bezeichnet die Ebene des Schnittes von stärkster Krümmung. Bei normalen Augen soll meistens im senkrechten Meridianschnitte die Krümmung am stärksten sein. Abnorm hohe Grade dieser Abweichung des Auges sind Gegenstand der Augenheilkunde.

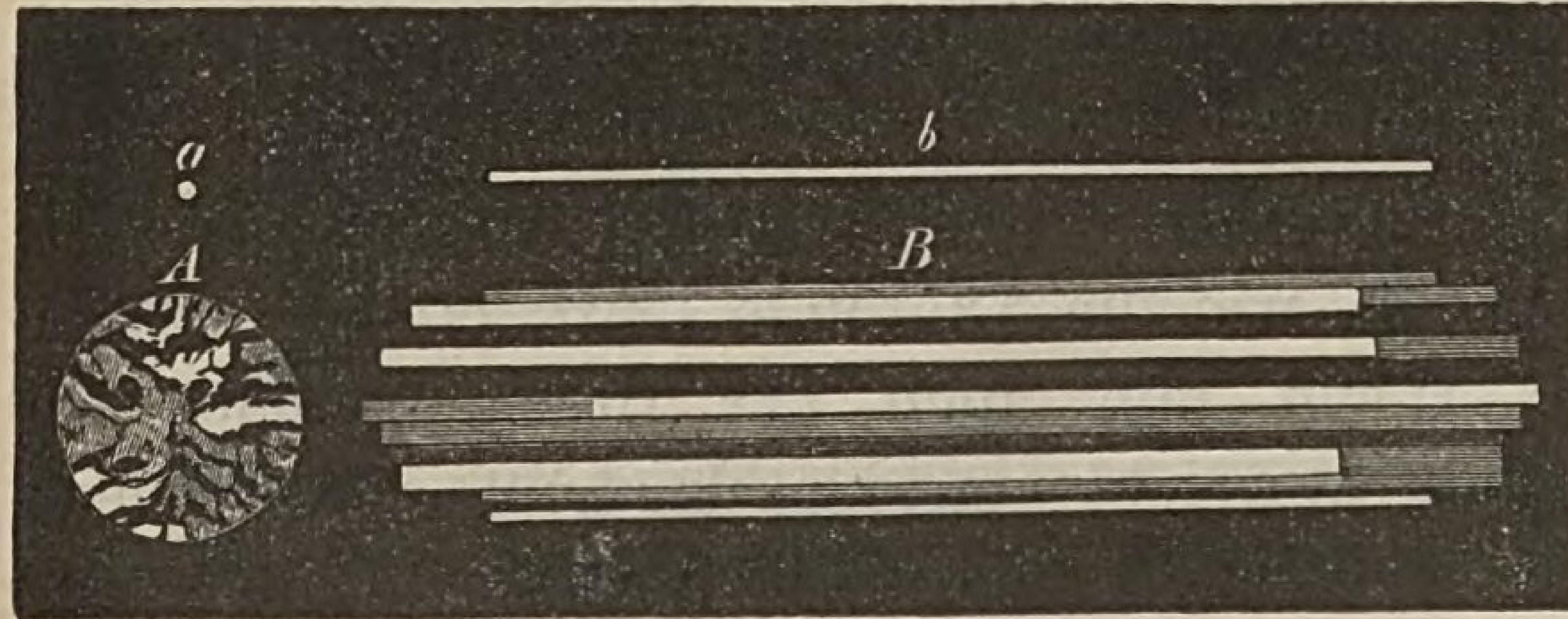
VII. Kleine Unregelmässigkeiten der brechenden Medien.

Selbst beim normalen Auge fehlen in den brechenden Medien niemals kleine Unterbrechungen der Stetigkeit und Homogeneität. Es ist dies schon durch den Bau derselben bedingt. Nur eines, der *humor aqueus*, ist ganz structurlos — flüssig. Die anderen, Hornhaut, Linse und Glaskörper, haben, wie die Anatomie lehrt, einen faserigen oder lamellösen Bau. Wenn nun auch der Brechungsindex der Gewebselemente nur wenig abweicht von dem der homogenen Grundsubstanz, in welche jene eingelagert sind, so ist doch immerhin keine ganz vollkommene Uebereinstimmung vorhanden. Auf der vordersten Trennungsfläche sitzen ausserdem in der Regel kleine durchsichtige Erhabenheiten, Fetttröpfchen (aus den Meibom'schen Drüsen), Thränenstreifen, Epithelialfragmente auf. Es kann nicht fehlen, dass unter Umständen diese Abweichungen sich geltend machen, indem

jedesfalls einzelne Strahlen von dem Wege abgelenkt werden müssen, den sie im schematischen Auge einhalten würden. Es können jedoch nicht viele Strahlen sein, denen dies begegnet, denn sonst müsste sich schon beim gewöhnlichen Sehact über das klare Bild ein gleichmässig trübender Schleier legen, bedingt durch die überall im Auge durch Reflexionen und unregelmässige Brechungen zerstreuten Strahlen. Eine derartige Wahrnehmung macht ein gesundes Auge regelmässig nicht; wohl aber zeigt sich dieser Schleier — selbst bei bestmöglicher Accommodation — sobald im Sehfelde ein überaus stark leuchtendes Object vorkommt, z. B. die Sonne oder auch eine Lampenflamme u. dgl. Befindet es sich vor einem dunkeln Grunde, so erscheint dieser nicht vollkommen dunkel, denn die ihm geometrisch als Bild entsprechenden Theile der Netzhaut bekommen etwas von jenen unregelmässig zerstreuten Strahlen, die nunmehr, weil sie von einer sehr intensiven Quelle kommen, eine wahrnehmbare Wirkung ausüben.

Noch weit auffälliger tritt die Wirkung der in Rede stehenden Unregelmässigkeiten hervor, wenn das Auge nicht für die Entfernung des zu sehenden Objectes eingerichtet ist. In der That, für jedes Thränentröpfchen oder jedes stärker brechende Körnchen in der Linsensubstanz etc. muss in dem Zerstreuungskreise eines leuchtenden Punktes ein dunklerer Fleck entstehen, weil der das Körnchen treffende Theil des Lichtbündels nach anderen Seiten hin gebrochen wird. Einzelne dieser Strahlen werden ganz aus dem Bereiche des Zerstreuungskreises herausgehen. Sie sind es, die eben, wenn sie an sich intensiv genug sind, den soeben besprochenen Schimmer zur Folge haben, die aber für gewöhnlich nicht zur Wahrnehmung kommen. So kann die Lichtvertheilung im Zerstreuungsbilde eines einzigen leuchtenden Punktes (*a* in Fig. 24) etwa die Gestalt annehmen, wie sie bei *A* dargestellt ist. (In dieser Art nimmt sich eine sehr ferne Gasflamme aus, wenn man sie mit willkürlich für die Nähe eingerichtetem Auge betrachtet.) Häufig zeigt die Lichtvertheilung im Zerstreuungskreise etwas Sternförmiges, dem sternförmigen Bau der Linse entsprechend. Bringt aber jeder Punkt eine Lichtprojection wie *A* auf die Netzhaut, so ist leicht zu sehen, wie die Lichtprojection

Fig. 24.



beschaffen sein muss, die von einer Lichtlinie auf die Netzhaut gebracht wird. Sie ist zu construiren durch blosses vielmaliges Nebeneinanderlegen von *A* (siehe Fig. 24 *B*) und stellt mehrere Bilder der Linie dar. Daher hat man diese Erscheinung „Mehrfachsehen mit einem Auge“ genannt. Bei aufmerksamer Beobachtung der Erscheinung wird man leicht bemerken, dass sie meist im Einzelnen sehr veränderlich ist, dass z. B. wenn man nur einmal mit den Augenlidern über die Hornhaut wischt, das eine oder das andere Bild der Linien verschwindet, oder ein neues auftritt, oder die bisherigen ihre Lage verändern. Das kommt eben daher, dass dabei die veränderlichen Flüssigkeitströpfchen auf der Hornhaut eine Rolle spielen. Nur der ganze Charakter der Erscheinung bleibt derselbe.

Auf demselben Princip beruht die Erklärung der sogenannten „entoptischen“ Wahrnehmungen. Man versteht darunter diejenigen, durch welche im Auge selbst gelegene Objecte in Sehacten zur Wahrnehmung kommen. Die soeben betrachteten dunklen Stellen im Zerstreuungsbilde *A* eines Punktes können wir ansehen als die Schatten von Thränentröpfchen und anderen kleinen Gengenständen im brechenden Apparate des Auges; insofern könnten wir ihre Wahrnehmung auch schon im obigen Versuche eine entoptische nennen. Es wurde jedoch oben in dem durch die Figur dargestellten Beispiele angenommen, dass der Zerstreuungskreis durch Einstellung auf zu geringe Entfernung veranlasst sei, die ihn erleuchtenden Strahlen hatten sich also vor der Netzhaut schon einmal geschnitten. Offenbar ist dies eine ungünstige Anordnung für entoptische Wahrnehmung, Geht man eigens auf eine solche aus, so wird man am besten ein möglichst parallelstrahliges Bündel das Auge durchziehen lassen, denn alsdann wird der Schatten jedes Objectes gerade so gross als dieses selbst. Ein im Glaskörper parallelstrahliges Bündel erhält man aber, wenn das einfallende Bündel von einem leuchtenden Punkte der vorderen Brennebene ausgeht. Einen solchen verschafft man sich am einfachsten dadurch, dass man einen undurchsichtigen Schirm in etwa 12^{mm} Abstand vor das Auge (in die vordere Brennebene) bringt und darin ein sehr feines Löchelchen sticht, durch welches von einem ausgedehnten hellen Grunde — etwa einer Wolke — in allen möglichen Richtungen Strahlen in das Auge fallen. Man sieht unter diesen Umständen in dem der Pupille gleichen Zerstreuungskreise sofort verschiedenartige Schatten, deren Gestalt bei den meisten Menschen zu einer Eintheilung derselben in verschiedene Gruppen auffordert. Ein sternförmiger Schatten, der vom Mittelpunkte ausgeht, deutet auf die sternförmige Anordnung der Linsenelemente. Wellenartige Streifen rühren theils von Flüssigkeitsschichten, theils

von Unebenheiten auf der vorderen Hornhautfläche her. Rundliche Flecken, oft mit heller Mitte, sind wohl durch Fetttröpfchen auf derselben Fläche bedingt. Bewegliche Flecke von verschiedener, namentlich oft perlschnurartiger Gestalt sind die Schatten von Körperchen, die im Glaskörper schwimmen. Die Gestalt des äusseren Umfanges der ganzen Zerstreuungsbilder giebt natürlich genau den Pupillenrand wieder, und ragt aus demselben z. B. irgendwo etwas hervor, so ragt ein entsprechender Schatten vom Rande in den Zerstreuungskreis.

Verschiebt man den leuchtenden Punkt vor dem Auge, so verschiebt sich selbstverständlich der ganze Zerstreuungskreis, aber es verschieben sich auch die Schatten in demselben gegeneinander, wenn die schattenwerfenden Gegenstände hintereinander in verschiedenen Tiefen liegen. Ein Blick auf Fig. 25 und 26 wird dies anschaulich machen. Die Grenze des Schwarzen *S S*, bedeutet den Schirm, *L* das Loch darin, von welchem aus ein Strahlenbündel in das Auge fällt, das im Glaskörper parallelstrahlig wird. Es seien nun *a*, *b* und *c* drei schattenwerfende Körperchen; wohin ihre Schatten fallen zeigen die durch die Punkte in der Strahlenrichtung gezogenen schwarzen Linien an, also muss namentlich, wenn *L*, wie in Fig. 25 angenommen ist, in der Axe (*A*) liegt, der Schatten von *c* mit dem Schatten von *b* zusammenfallen. Wird jetzt *L* ein wenig abwärts bewegt und wie in Fig. 26 gestellt, so geht der ganze Zerstreuungskreis aufwärts, aber auch die Schatten von *a*, *b* und *c* verändern ihre gegenseitige Lage; der Schatten von *c* fällt nicht mehr mit dem von *b* zusammen, sondern hat sich ganz an den unteren Rand des Zerstreuungskreises begeben, während der von *b* sich umgekehrt dem Mittelpunkte desselben genähert hat. Man sieht leicht, dass ganz allgemein zwei Schatten sich im entgegengesetzten Sinne bewegen müssen bei Bewegungen der Lichtquelle, wenn von den beiden Gegenständen, welche die Schatten werfen, der eine vor der Pupillenebene (wie *b*), der andere hinter derselben (wie *c*) gelegen ist. Liegt

Fig. 25.

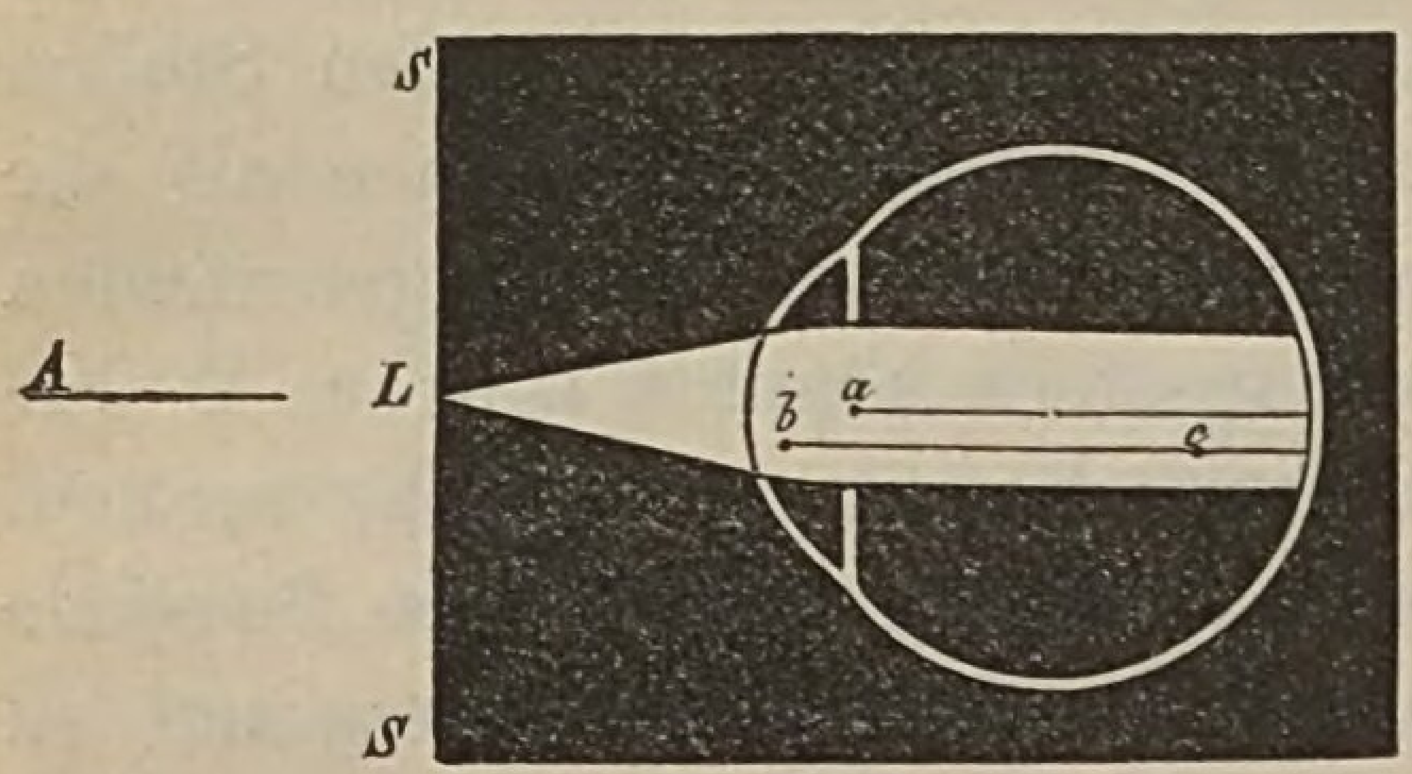
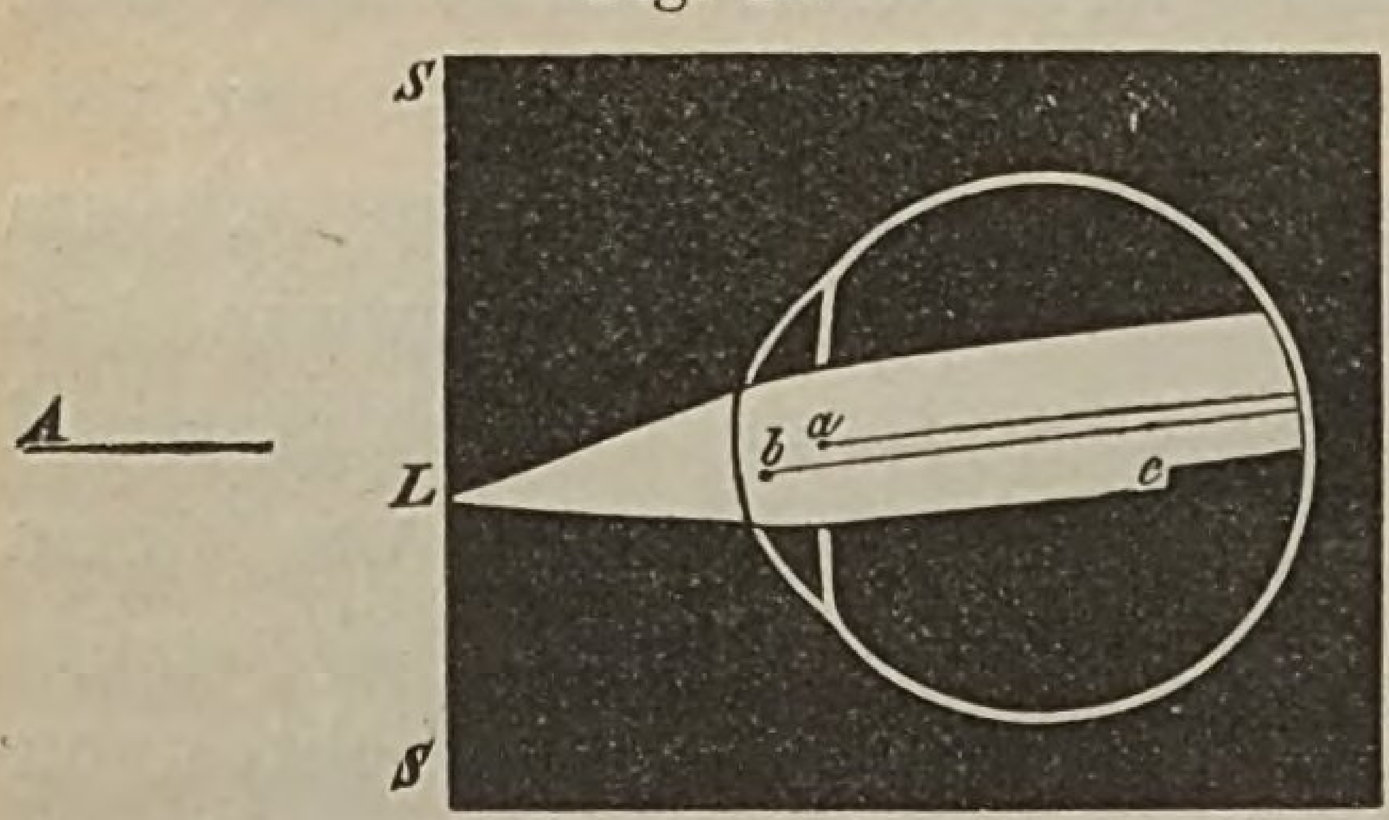


Fig. 26.



ein schattenwerfender Körper in der Pupillenebene selbst, so muss er seinen Ort in Beziehung zum Umfange des Zerstreuungskreises behaupten. So muss beispielsweise der Schatten von a, welcher Punkt in der Mitte der Pupille gedacht ist, immer die Mitte des ganzen erleuchteten Kreises auf der Netzhaut einnehmen.

Es giebt noch einen Gegenstand entoptischer Wahrnehmung, der eine besondere Betrachtung erheischt. Es sind die Verzweigungen der *arter. centr. retinae.* Man bemerkt sie in dem auf die soeben beschriebene Weise dargestellten entoptischen Gesichtsfelde nur dann, wenn die Lichtquelle rasch hin- und herbewegt wird. Sobald diese an einem Orte stillsteht, so verschwinden alsbald die schattigen, baumförmig verzweigten Curven. Eine völlig befriedigende Erklärung dieses sonderbaren Umstandes ist noch nicht gegeben.

Diese „Purkinje'sche Aderfigur“ kann man auch noch auf eine andere Weise sichtbar machen. Macht man nämlich einen Punkt an der Oberfläche des Glaskörpers leuchtend, so fallen von den Gefässen Schatten auf die äussere Schicht der Netzhaut, die sich in dem gleichmässigen Schimmer, der das ganze Sehfeld überzieht, bemerklich machen. Einen Punkt des Glaskörperumfanges kann man leicht auf zweierlei Art leuchtend machen: entweder man lässt auf die Sclerotica das von einer Linse entworfene Sonnenbildchen fallen, es dringt dann von der grossen intensiven Lichtmasse genug für den fraglichen Zweck durch die Augenhäute; oder man entwirft auf die Seitentheile der Netzhaut das Bild einer seitlich gehaltenen sehr intensiven Lichtquelle (Lampenflamme), welches Bild dann selbst als leuchtender Punkt im Innern des Auges wirkt. Auch bei dieser Art, die Aderfigur darzustellen, verschwindet sie bald, wenn die Lichtquelle an der Glaskörperoberfläche unbewegt bleibt. Bei diesen Versuchen muss das Gesichtsfeld im Allgemeinen möglichst dunkel sein.

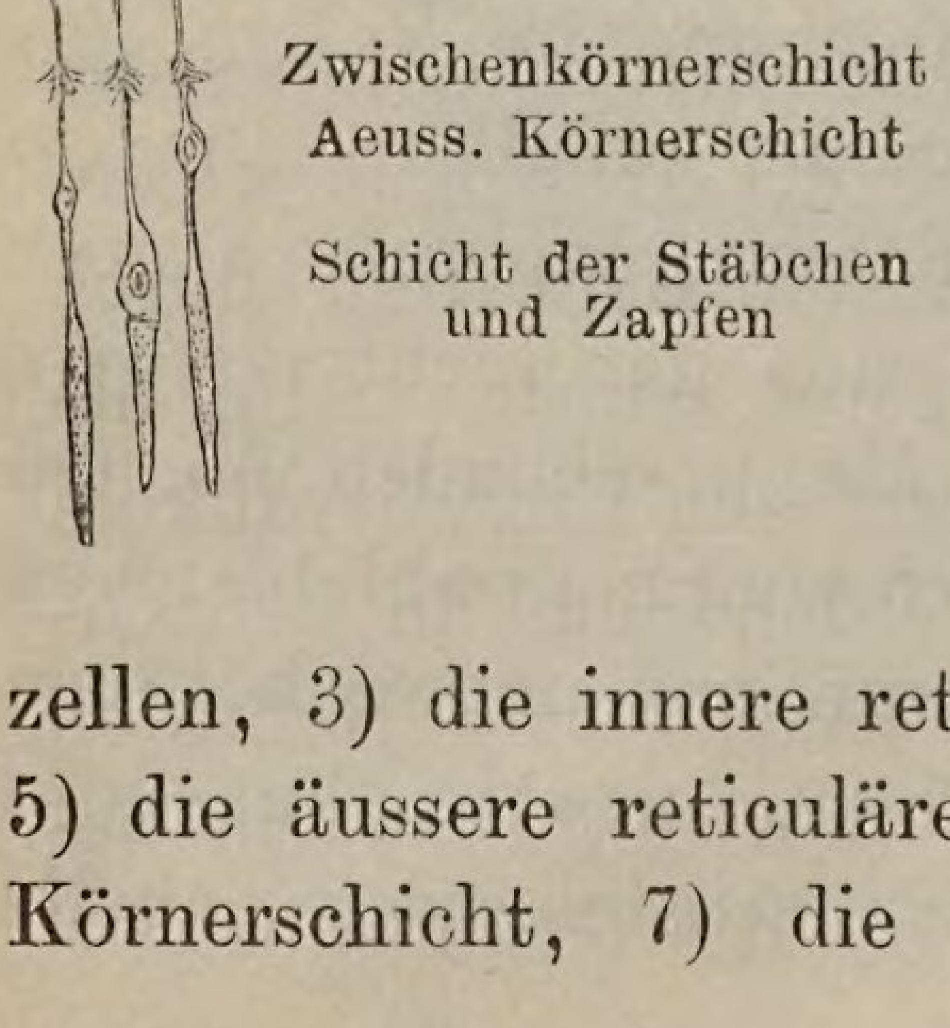
Der grösste Antheil der ins Auge gelangenden Lichtstrahlen wird wohl ohne Zweifel schliesslich von dem Pigmente der Chorioidea absorbirt, ein immerhin noch sehr merkbarer Theil wird jedoch von dieser Haut diffus zurückgeworfen. Von dem Strahlenbündel, welches so von einem Punkte derselben nach allen Seiten ausgeht, muss der grösste Theil gerade durch dasjenige Stäbchen der Netzhaut wieder nach vorn gehen, welches in diesem Punkte aufsteht und durch welches also der Punkt von vorn her erleuchtet wurde. Alle die Strahlen nämlich, welche unter einigermassen grossen Einfallswinkeln auf die Seitenflächen des Stäbchens fallen, werden nicht in benachbarte Stäbchen übergehen können, sondern eine totale Reflexion erleiden, weil die Substanz des Aussengliedes vom Stäbchen ein bedeutend grösseres Brechungsvermögen besitzt als die Grundsubstanz,

in welche die Stäbchen eingelagert sind. Alles Licht aber, welches von einem Punkte des Augengrundes zurückgestrahlt wird und die brechenden Medien von hinten nach vorn durchsetzt, muss in solchen Richtungen austreten, auf denen es umgehrt zu dem betrachteten Punkte des Augengrundes hätte gelangen können. Irgend ein Punkt des Augenhintergrundes sendet also nur zu solchen Punkten des äusseren Raumes Licht, in deren (deutlichem oder Zertreuungs-) Bilde er gelegen ist. Die Stelle eines Augenhintergrundes, welche als Bild der Pupille eines andern Auges entspricht, ist in der Regel natürlich unbeleuchtet, und nur aus diesem Grunde erscheint uns der Augenhintergrund eines andern regelmässig dunkel. Er erscheint nur dann hell, wenn es durch besondere Veranstaltungen dahin gebracht wird, dass das Bild der Pupille des Beobachters im Hintergrunde des beobachteten Auges zusammenfällt mit dem Bilde eines stark leuchtenden Gegenstandes. Solche Veranstaltungen nennt man „Augenspiegel."

VIII. Lichtempfindung.

Die durch die brechenden Medien zum Augenhintergrunde vordringenden Aetheroscillationen (Lichtstrahlen) können die hier ausgebreiteten nervösen Elemente als solche nicht erregen. Lichtwellen sind nämlich, selbst bei grosser Energie, kein Reiz für die Nervensubstanz, am allerwenigsten kann aber daran gedacht werden, dass die Lichtstrahlen reizend auf eigentliche Nervenelemente wirken in jenen geringen Intensitätsgraden, wie sie von mässig erleuchteten Objecten gewöhnlich ins Auge fallen. Da solche Strahlungen aber im Sehnervenapparate doch starke Erregungen bewirken, stärkere als elektrische Reize, welche einen Muskel zum Zucken bringen könnten, so müssen an den Enden der Sehnervenfasern besondere Apparate vorhanden sein, in welchen schon durch ganz schwache Bestrahlung verhältnissmässig starke molekulare Bewegungen ausgelöst werden, welche die mit ihnen verknüpften nervösen Elemente reizen.

Fig. 27.



Bekanntlich hat die Netzhaut, vom Glaskörper nach der Choroidea fortschreitend, folgende Schichten: 1) die Ausbreitung der Sehnervenfasern, 2) die Schicht der Ganglienzellen, 3) die innere reticuläre Schicht, 4) die innere Körnerschicht, 5) die äussere reticuläre oder Zwischenkörnerschicht, 6) die äussere Körnerschicht, 7) die Schicht der Stäbchen und Zapfen, 8) das

Pigmentepithel. Nach dem gegenwärtigen Stande unserer histiologischen Kenntnisse müssen wir jene für Bestrahlung empfindlichen Apparate in den Stäbchen und Zapfen suchen, denn diese bilden das letzte Glied in der Fig. 27 dargestellten Kette von Elementen, die mit der Nervenfaser beginnt. Es giebt übrigens noch manche andere Gründe, den Stäbchen und Zapfen diese Bedeutung beizulegen. Vor Allem die Erwägung, dass nur in der Stäbchen- und Zapfenschicht eine mosaikartige Anordnung gleichartiger nebeneinandergestellten Elemente gegeben ist, wie es für den Zweck des Sehens erforderlich ist (siehe S. 177.)

In der Stäbchenschicht vieler Thiere und auch des Menschen ist neuerdings ein Stoff gefunden, welcher durch Einwirkung des Lichtes chemisch verändert wird. Er ist nämlich ursprünglich purpurroth gefärbt und wird durch Bestrahlung gebleicht. Man hat ihn daher als „Sehpurpur“ bezeichnet. Ob indessen diese chemische Wirkung diejenige ist, welche die Erregung der Sehnervenenden zur Folge hat, ist sehr zweifelhaft. Besonders dürfte dagegen der Umstand sprechen, dass der Sehpurpur im gelben Fleck des Menschen noch nicht hat nachgewiesen werden können.

In Augen, die unmittelbar vor der Untersuchung starker Belichtung ausgesetzt waren, findet man die Zapfen dicker und weniger lang als in ausgeruhten; auch findet man in belichteten Augen Ausläufer der Pigmentepithelzellen mit Pigmentkörnchen zwischen die Stäbchen und Zapfen vorgestreckt. Es wäre indessen gewagt, in diesen Veränderungen ohne Weiteres den sichtbaren Ausdruck des Erregungszustandes zu sehen. Sie kommen vielmehr wohl erst allmählich durch länger dauernde starke Reizung zu Stande.

Die durch Erregung des Sehnerven bedingten Empfindungen haben verschiedene Qualitäten, die wir als „Farben“ bezeichnen. Ist die Erregung durch Bestrahlung hervorgerufen, so hängt im Allgemeinen die Qualität der Empfindung von der Beschaffenheit der erregenden Strahlen ab. Lässt man der Reihe nach die verschiedenen homogenen Strahlen einwirken, welche ein weissglühender Körper aussendet und die man bekanntlich durch Brechung im Prisma aus der Strahlung eines solchen Körpers nebeneinander erhalten kann, so bemerkt man erstens, dass Strahlen, deren Schwingungszahl kleiner ist als 480 Billionen in der Secunde, die Retina gar nicht erregen, selbst wenn sie in sehr grosser Intensität die brechenden Medien durchdringen. Diese Strahlen von kleinster Schwingungszahl bleichen auch nicht den Sehpurpur. Prüft man alsdann mit immer höheren Werthen der Schwingungszahl, so erhält man eine stetig abgestufte Scala von Empfindungsqualitäten, aus der in nachstehender Tabelle

einige Punkte verzeichnet sind mit den entsprechenden Werthen der Schwingungszahl:

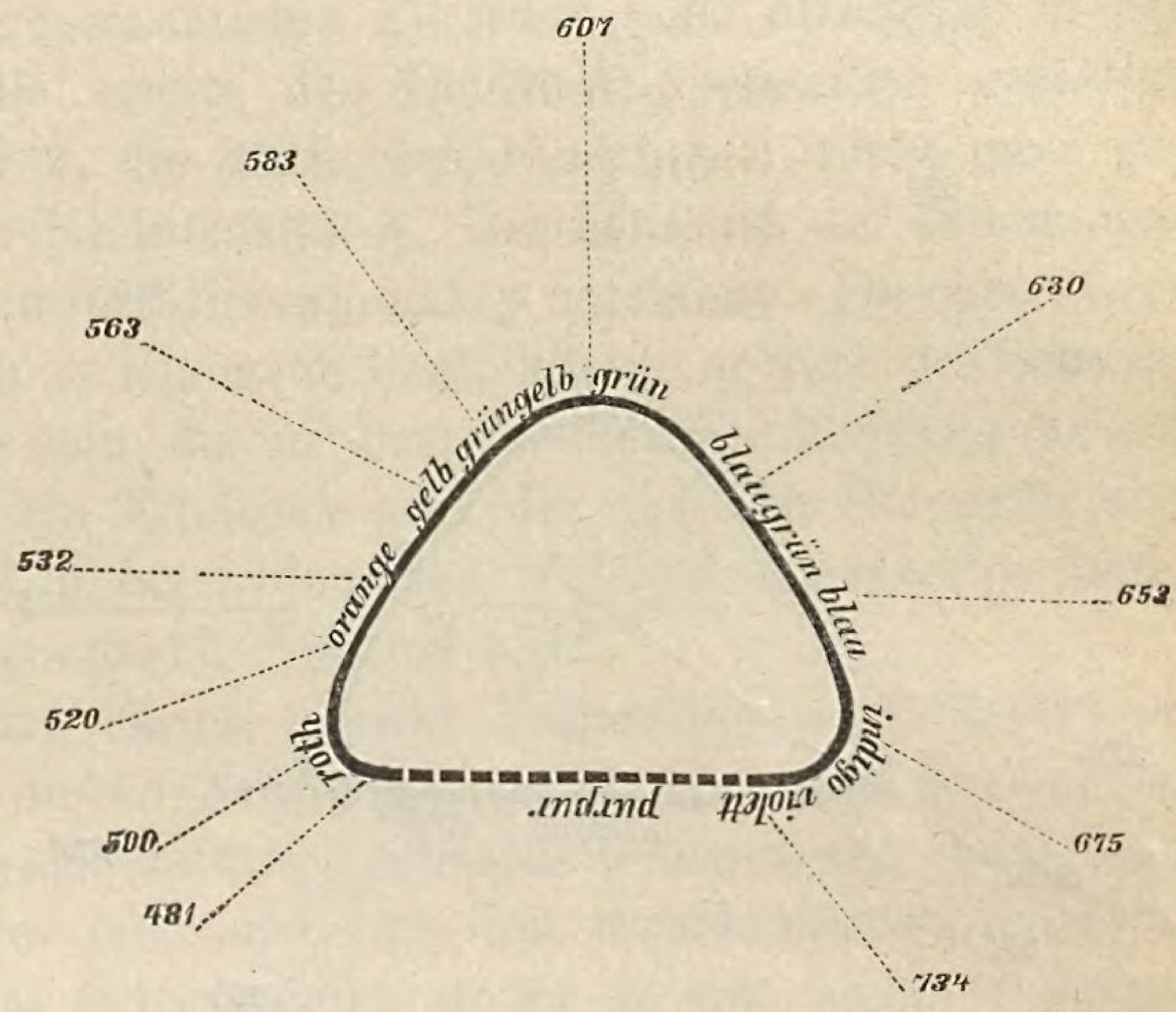
Aeusserstes Roth . .	481	Billionen
Roth	500	„
Orange-Roth . . .	520	„
Orange	532	„
Gelb-Orange . . .	543	„
Gelb	563	„
Grün-Gelb	583	„
Grün	607	„
Blau-Grün	630	„
Blau	653	„
Indigo-Blau . . .	676	„
Indigo	691	„
Violett-Indigo . . .	707	„
Violett	735	„
Aeusserstes Violett .	764	„

Alle diese durch homogene Strahlen von mittlerer Intensität hervorgerufenen Farbenempfindungen haben den Charakter, den man als „tiefe Sättigung“ bezeichnet. Strahlen von noch grösserer Schwingungszahl als 764 Billionen bringen in mässiger Intensität keinen Eindruck hervor. Nur in ganz ungeheurer Stärke können sie eine schwache Lichtempfindung von schwer zu bezeichnender Qualität erzeugen. Es sind also nur Strahlen, deren Schwingungszahl zwischen gewissen Grenzen eingeschlossen ist, ein regelmässiger Reiz für den Sehnervenapparat. Diese Eigenthümlichkeit desselben ist in hohem Grade zweckmässig. Wäre er nämlich durch die ultravioletten Strahlen leicht erregbar, so würde die Farbenabweichung störend. Wäre er durch die ultrarothen Strahlen erregbar, so würde ein störender Lichtglanz beständig das ganze Gesichtsfeld erfüllen, da solche Strahlen von den Theilen des Auges selbst wie von allen warmen Körpern ausgesandt werden und fortwährend alle Theile der Netzhaut bescheinen.

Lässt man auf eine Netzhautstelle zwei homogene Strahlungen zusammenwirken, so erhält man im Allgemeinen Lichteindrücke von neuen Qualitäten (sogenannte Mischfarben). Darunter ist vor allen merkwürdig eine Reihe von Eindrücken, die entsteht durch Zusammenwirken von homogenen rothen (481 Billionen Schwingungen in 1″) und von violettem Lichte (764 Billionen Schwingungen in 1″) in verschiedenen Verhältnissen der Intensität. Diese Eindrücke vermitteln nämlich einen stetigen directen Uebergang zwischen den Empfindungen Roth und Violett, es sind die verschiedenen Abstufungen des „Pur-

purroth“. Die sämmtlichen bis jetzt aufgezählten Farbenempfindungen lassen sich daher bezüglich der möglichen stetigen Uebergänge darstellen als die Punkte einer ringförmig in sich zurückkehrenden Linie, wie in Fig. 28 angedeutet ist. Diese Anordnung soll den Satz zur Anschauung bringen, dass man von jedem beliebigen dieser Farbeneindrücke zu jedem beliebigen andern derselben auf zwei verschiedene Arten einen stetigen Uebergang machen kann, z. B. von orange-gelb zu blau-grün kann man einerseits übergehen durch gelb und grün, andererseits aber auch durch roth, purpur, violett und blau, und so bei irgend welchen zwei Eindrücken der Reihe. Es mag noch einmal recht ausdrücklich hervorgehoben werden, dass sich der Satz lediglich auf die subjectiven Qualitäten der Empfindungen beziehen soll.

Fig. 28.



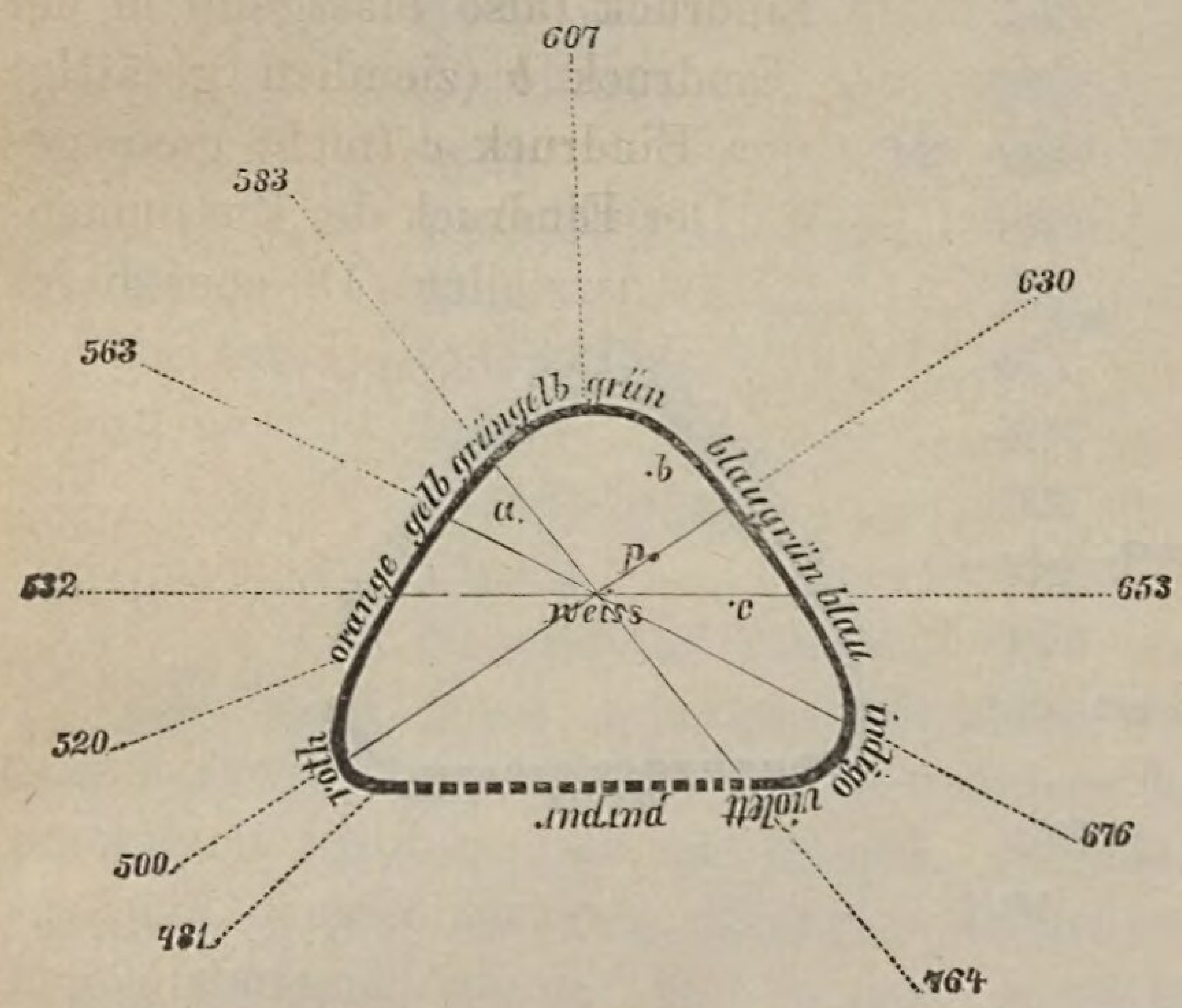
Unter den unzähligen neuen Eindrücken, die durch Zusammenwirken zweier homogenen Strahlungen auf derselben Netzhautstelle entstehen, ist noch einer — das sogenannte „Weiss“ — ganz besonders dadurch ausgezeichnet, dass er mit keinem der vorher aufgezählten mehr Aehnlichkeit als mit dem andern hat. Wollen wir daher diesem einen Platz in der obigen symbolischen Darstellung der Farbenempfindungen anweisen, so hätten wir ihn ins Innere des von jenem Ringe umschlossenen Flächenraumes zu versetzen.

Bei der Durchprüfung aller möglichen Paare von homogenen Strahlungen zeigt sich, dass der Eindruck des Weissen durch unzählige verschiedene Paare hervorgerufen werden kann. Man nennt jedes solche ein Paar von Complementärfarben. Nachstehend sind beispielsweise einige Paare von Complementärfarben verzeichnet.

Roth — Grünblau.
Orange — Blau.
Gelb — Indigoblau.
Grüngelb — Violett.

Das heisst, z. B. homogene Strahlen, welche den Eindruck von Orange hervorbringen, zusammen mit solchen, die den Eindruck der Indigofarbe hervorbringen, machen den Eindruck weiss u. s. w. Zu allen homogenen Strahlen zwischen Roth und Orange gehören complementäre zwischen Grünblau und Blau etc. Die obige Anordnung der durch homogene Strahlungen hervorzubringenden Eindrücke kann so gemacht werden, dass, wenn der den Eindruck des Weissen darstellende Punkt gehörig gesetzt wird, je zwei Complementärfarben auf einer durch den Weiss darstellenden Punkt gezogenen Geraden einander gegenüber liegen. (S. Fig. 29.)

Fig. 29.



Alle übrigen Eindrücke, die durch Combination von je zwei (nicht complementären) homogenen Strahlungen hervorgebracht werden können, haben mit irgend einer homogenen Farbe (resp. Purpur) eine ausgesprochene Aehnlichkeit und unterscheiden sich davon nur durch mehr oder weniger Blässe oder — wie man auch sagen könnte — entfernen sich davon in der Richtung zum Weiss. Jedem solchen Eindruck wird man also auf unserem Täfelchen eine Stelle anweisen können im Innern des von dem Ringe eingeschlossenen Flächenstückes. Die Punkte der Geraden z. B. vom Weiss zum Gelb am Rande würden alle die Eindrücke repräsentiren, welche wir als blassgelb bezeichnen, je näher am Weiss, desto blasser, je näher am Rande, desto gesättigter gelb u. s. w.

Wenn mehr als zwei homogene Strahlungen zusammenwirken, so kommen keine neuen Eindrücke zum Vorschein, die nicht schon durch Punkte unseres Täfelchens repräsentirt wären. In ihnen ist also die unendliche Mannigfaltigkeit der möglichen Farbeneindrücke vollständig erschöpft.

Die Anordnung in unserer Tafel kann so gemacht werden, dass sich der Eindruck einer irgendwie gemischten Strahlung nach folgen-

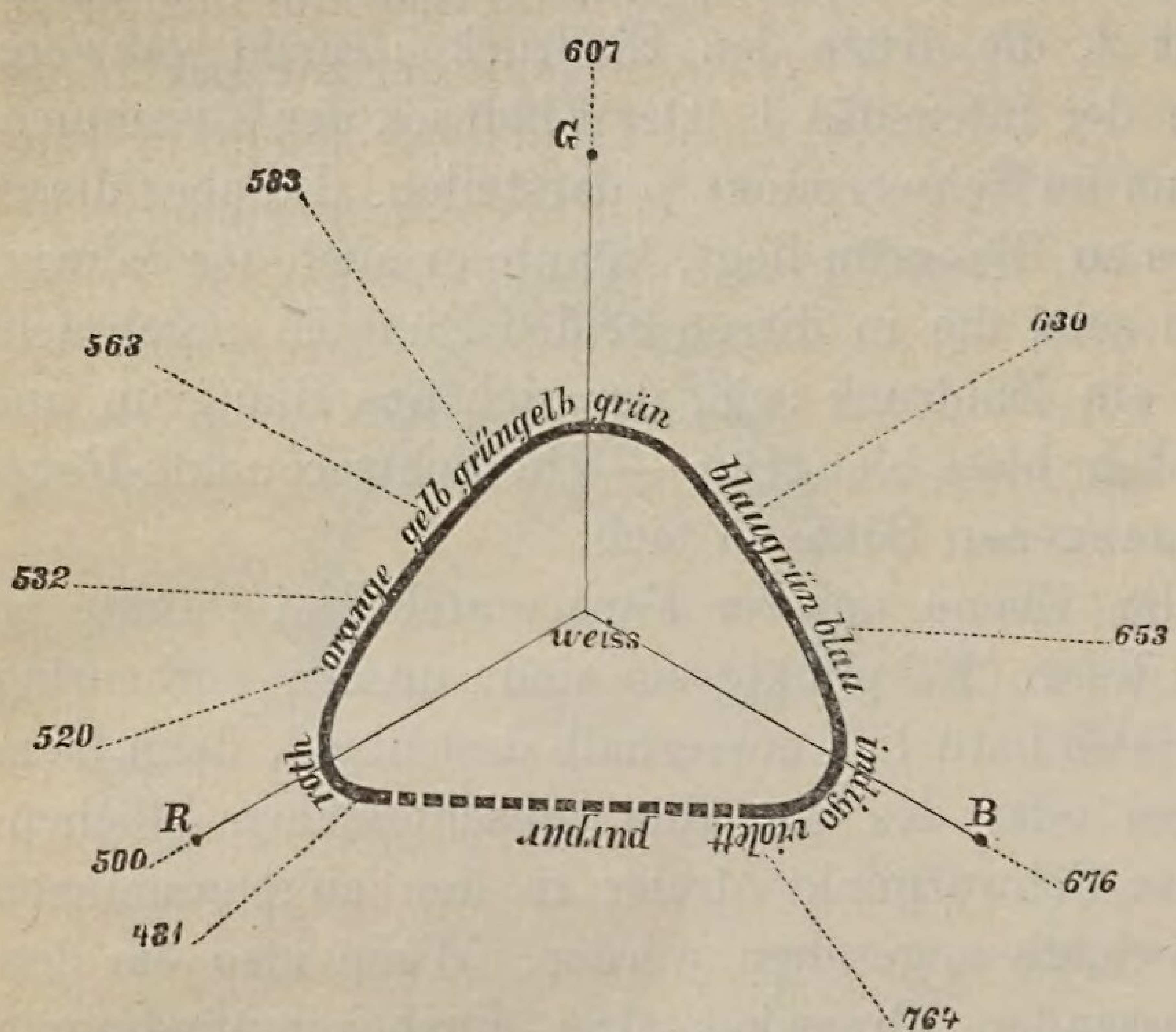
der Regel zum Voraus bestimmen lässt: In den Punkten, welche die durch die einzelnen Componenten hervorgebrachten Eindrücke repräsentiren, denke man sich Gewichte, deren Grössen die Intensitäten der betreffenden Eindrücke messen, und suche den gemeinsamen Schwerpunkt; sein Ort repräsentirt die Qualität des resultirenden Eindruckes. Ein Beispiel mag dies verdeutlichen. Wir wollen drei schon selbst gemischte Strahlungen annehmen: die erste bringe den durch den Punkt *a* Fig. 29 repräsentirten Eindruck (also blassgelb) in der Intensität 1 hervor, die zweite den Eindruck *b* (ziemlich gesättigt grün) in der Intensität 2, die dritte den Eindruck *c* (nicht ganz gesättigt grünlichblau) in der Intensität 3. Der Eindruck der Zusammenwirkung wird sich dann im Schwerpunkt *p* darstellen. Da aber dieser auf der Linie von Weiss zu Blaugrün liegt, könnte er auch der Schwerpunkt zweier Gewichte sein, die in diesen beiden Punkten angebracht wären. Es muss also ein Eindruck sein, der sich aus Blaugrün und Weiss mischen lässt, d. h. blass blaugrün. — Die Schwerpunkts-Regel schliesst alle vorhergegangenen Sätze in sich.

Nimmt man in der Ebene unserer Farbentafel drei Punkte so an, dass das Dreieck, dessen Eckpunkte sie sind, unsern Farbenring ganz in sich schliesst (also natürlich ausserhalb desselben), dann kann jeder Punkt des Ringes oder des von ihm umschlossenen Flächenstücks als gemeinsamer Schwerpunkt dreier in den angenommenen Punkten gedachten Gewichte angesehen werden. Wenn also die drei Ecken eines umschliessenden Dreieckes drei Farbenempfindungen bedeuten, so kann man aus ihnen alle durch wirkliches Licht erzeugbaren Farbenempfindungen zusammensetzen. Die unendliche Mannigfaltigkeit der letzteren würde entsprechen der Mannigfaltigkeit der Intensitätsverhältnisse, in welchen die drei einfachen Empfindungen zusammengesetzt werden können.

Man kann dieser Folgerung eine reelle Deutung geben, indem man annimmt: Im Sehnervenapparate giebt es dreierlei Gattungen von Elementen, jeder dieser Gattungen kommt eine besondere Modification der specifischen Energie der Lichtempfindung, d. h. eine besondere Qualität der Farbenempfindung zu, und die wirklichen Farbenempfindungen sind Gemische dieser drei Grundempfindungen in verschiedenem Verhältnisse der Intensität. Natürlich muss man annehmen, dass in jedem Netzhautstückchen wenigstens in der Nähe des gelben Fleckes alle drei Gattungen vertreten sind, da ja in jedem solchen Netzhautstückchen alle Farbenempfindungen möglich sind. Da alle durch Strahlungen unter normalen Umständen erzeugbaren Farbenempfindungen durch Punkte innerhalb unserer Ringfigur (Fig. 29) schon dargestellt sind, den hypothetischen Grundempfindungen

aber Orte ausserhalb dieses Ringes angewiesen werden müssen, so muss man annehmen, dass keine dieser drei Grundempfindungen allein durch Strahlung in der normalen (unermüdeten) Netzhaut erzeugt werden kann. Welche bestimmten Orte wir den hypothetischen drei Grundempfindungen anzuweisen haben, ist allerdings in gewissem Maasse willkürlich, doch passen die schon aufgezählten und manche andere Thatsachen am besten zu der Annahme der drei Punkte *R*, *G*, *B* in Fig. 30. Diese Annahme heisst in Worten ausgedrückt: die Grundempfindung *R*, da sie auf der Geraden von Weiss zu Roth liegt hat am meisten Aehnlichkeit mit dem wirklichen Roth, nur ist sie von Weiss noch verschiedener, d. h gesättigter als die durch homogene Strahlen von 481 Billionen Schwingungen, d. h. durch das Roth des Sonnenspectrums hervorgerufene Empfindung. Ebenso verhält sich die Grundempfindung *G* zum Grün und die Grundempfindung *B* zum Indigoblau des Spectrums.

Fig 30.



Zur Erläuterung mögen noch einige Folgerungen aus der vorstehenden Hypothese gezogen werden. Homogene Strahlen von 481 bis 500 Billionen Schwingungen in 1″ erregen vorzugsweise die *R*-Fasern, wenig die *G*- und *B*-Fasern; die so zusammengesetzte Empfindung nennt man Roth. Homogene Strahlen von etwa 563 Billionen Schwingungen in der Secunde erregen ziemlich gleich stark die *R*-Fasern und die *G*-Fasern, ganz wenig nur die *B*-Fasern; diese Empfindung heisst Gelb u. s. w. fort. Heben wir beispielsweise noch eine Lichtart hervor. Homogene Strahlen von etwa 630 Billionen Schwingungen in 1″ erregen vorzugsweise die *G*- und die *B*-Fasern, wenig die *R*-Fasern: Empfindung Blaugrün. Nun ist klar, dass, wenn man mit ihnen noch Strahlen von etwa 490 Billionen Schwingungen in 1″ (die vorzugsweise *R* erregen) zusammenwirken lässt, alle drei Fasergattungen gleich stark erregt werden, welcher Eindruck

aber Weiss genannt wird. Man sieht auch sofort, dass derselbe Eindruck weiss, d. h. gleiche Erregung aller drei Fasergattungen, noch auf unzählig viele Arten durch Zusammenwirken von zwei oder mehr homogenen Strahlungen erregt werden kann, wie es die Erfahrung lehrt.

Die bisher betrachtete Mannigfaltigkeit der Farbenempfindungen kommt nur zu Stande in der polaren Region der Netzhaut, auf den seitlichen Theilen beschränkt sie sich mehr und mehr und verschwindet gegen den Aequator der Netzhaut gänzlich, so dass hier alle Lichtarten den Eindruck weiss machen. Diese Thatsache ist mit der zur Erklärung der Farbenmannigfaltigkeit angenommenen Hypothese leicht in Einklang zu bringen, wenn man annimmt, dass gegen die Peripherie der Netzhaut hin die Unterschiede der Erregbarkeit der drei Fasergattungen durch verschiedene Strahlenarten allmählich immer geringer werden und zuletzt ganz verschwinden.

Es ist lehrreich, hier einen Rückblick auf den Qualitätenkreis der Schallempfindungen zu werfen. Er bietet eine unendlich viel grössere Mannigfaltigkeit, als sich auf dem Gebiete der Farbenempfindungen gefunden hat. Wir fanden ja, dass jedem physikalisch von anderen unterscheidbaren Oscillationszustande der Luft eine subjectiv von anderen unterscheidbare Schallempfindung entspricht, indem das Ohr die Fähigkeit hat, die Oscillationen der Luft in ihre pendelartigen Componenten zu zerlegen. Die Netzhaut besitzt diese Fähigkeit nicht. Unendlich viele physikalisch leicht von einander unterschiedene Schwingungszustände des Aethers bringen genau ein und denselben Empfindungszustand hervor. So ist es z. B. absolut unmöglich, zu unterscheiden, ob die Empfindung des Weissen durch tausend gleichzeitig vorhandene homogene Strahlen von verschiedener Schwingungszahl hervorgerufen ist oder durch dies oder jenes Paar von complementären. Wir können es im Sinne unserer Hypothese auch so ausdrücken: Die ganze Mannigfaltigkeit der Farbenempfindungen beruht auf der Zusammensetzung von nur drei Elementarqualitäten in verschiedenen Verhältnissen. Die Mannigfaltigkeit der Schallempfindungen dagegen beruht auf der Zusammensetzung unzähliger Grundempfindungen, nämlich der verschiedenen Tonhöhen zu Gruppen von beliebig vielen Gliedern in jedem möglichen Intensitätsverhältnisse derselben. Bezüglich des Reichthums an Qualitäten kann der Gesichtssinn dem Geschmackssinne, der Gehörssinn dem Geruchssinne an die Seite gestellt werden.

Wenn somit das Ohr dem Auge unendlich überlegen ist in der Fähigkeit, zu erkennen, welche physikalische Beschaffenheit der reizende Vorgang hat, so ist, wie sich sogleich zeigen wird, das Auge

dem Ohre ebenso überlegen in der Fähigkeit, zu erkennen, von wo der Reiz eingewirkt hat.

IX. Zeitlicher Verlauf der Netzhauterregung.

Wenn eine Strahlung von bestimmter Intensität in einem gewissen Augenblick plötzlich anfängt auf eine Netzhautpartie zu wirken, so verfliesst eine merkliche Zeit, bis die Erregung des Nervenapparates und mithin die Lichtempfindung den Grad erreicht, welcher der Wirkung der Strahlung entspricht. Genau ist diese Zeit der wachsenden Erregung — des sogenannten „Anklingens" der Lichtempfindung — nicht ermittelt, sie dürfte aber wohl mehrere hundertel Secunden betragen.

Dauert die einwirkende Strahlung in gleicher Intensität längere Zeit an, so nimmt die Erregung, nachdem sie ihren höchsten Grad erreicht hat, sofort wieder ab, anfangs schneller und allmählich immer langsamer. Dies Phänomen hat offenbar Aehnlichkeit mit der allmählichen Abnahme der Contraction eines Muskels unter dem Einflusse einer dauernden Reizung, man bezeichnet es daher auch als „Ermüdung" des lichtempfindenden Apparates. Wenn man eine helle Fläche unverwandt betrachtet, so kann man die Abnahme der Lichtempfindung ohneweiteres wahrnehmen. Noch auffälliger tritt aber die Ermüdung ins Bewusstsein bei folgendem Versuche: Man betrachtet ein helles Flächenstück auf dunklem Hintergrunde einige Zeit unverwandt und lässt dann plötzlich (etwa durch Vorschieben eines grossen, gleichmässig hellen Schirmes) auf die ganze Retina gleichmässig Beleuchtung fallen, dann sieht man dem früheren Bilde des hellen Flächenstückes entsprechend ein dunkles Feld auf hellem Grunde, weil nämlich die nunmehr gleichmässige Beleuchtung von den Theilen der Retina, welche vorher von dem Bilde der hellen Fläche getroffen waren, wegen der Ermüdung schwächer empfunden wird als von den Theilen derselben, auf die das Bild des dunkeln Hintergrundes fiel, die mithin unerregt blieben und nicht ermüdet wurden. Diese Erscheinung nennt man ein „negatives Nachbild". Gebraucht man zu diesem Versuche eine farbige Fläche, so erscheint das negative Nachbild bei nachfolgender weisser Gesammtbeleuchtung in complementärer Farbe. Diese Erscheinung hätte nach der oben entwickelten Theorie der Farbenempfindung vorhergesagt werden können. In der That, die farbige Beleuchtung erregt die drei hypothetischen Fasergattungen nicht gleichmässig und ermüdet sie mithin auch ungleich. Z. B. eine gelbe Fläche wird vorzugsweise die R- und G-Fasern der betreffenden Netzhautstelle ermüden, dagegen die B-Fasern unermüdet lassen; wenn also hernach weisses Licht einfällt,

so wird die Erregung der *B*-Faser stärker sein, d. h. es wird ein bläuliches Nachbild der gelben Fläche im weissen Grunde auftreten, und so in allen anderen Fällen ein complementär gefärbtes.

Aus der Theorie lassen sich auch die zahlreichen anderen Erscheinungen leicht erklären, welche auftreten, wenn man ein negatives Nachbild einer farbigen Fläche in farbiger Nachbeleuchtung entstehen lässt. Bei der Beobachtung negativer Nachbilder bemerkt man leicht, dass sie bei bewegtem Auge viel rascher verschwinden als bei ruhendem. Bewegung des Augapfels wirkt also der Ermüdung der Netzhaut entgegen. Nur so lässt sich verstehen, dass das Auge den ganzen Tag brauchbar bleibt, ohne dass wir die Netzhaut durch Verdunkelung zu erholen brauchten. Es sorgen die beständigen Bewegungen des Augapfels für die Erholung in ausreichendem Maasse.

Lässt man die Bestrahlung eines Netzhautstückes plötzlich aufhören, so hört nicht sofort die Lichtempfindung auf, sie nimmt vielmehr anfangs schnell, dann immer langsamer ab und verschwindet erst nach geraumer Zeit gänzlich. Dieser Process des „Abklingens" der Lichtempfindung kann viele Secunden, ja Minuten dauern. Von der Richtigkeit dieses Satzes kann man sich jeden Augenblick überzeugen, indem man einen sehr hellen Gegenstand, z. B. die Sonne, eine Lichtflamme und dergl. ansieht und dann plötzlich die Augen schliesst und verdeckt. Es schwebt dann ein allmählich an Helligkeit abnehmendes „positives Nachbild" des hellen Gegenstandes im dunkeln Gesichtsfelde. War der Gegenstand weiss, so zeigt das Nachbild der Reihe nach die Farben blaugrün, blau, violett, purpur, roth. Diese Erscheinung erklärt sich abermals sehr leicht durch die Annahme, dass das Abklingen der Erregung in den drei hypothetischen Fasergattungen unabhängig von einander geschieht und dabei also die Erregung der drei Fasergattungen, die während der weissen Beleuchtung gleich stark waren, verschiedene Werthe haben, und dass deren Verhältnisse in verschiedenen Stadien verschieden sein können. Es wäre insbesondere anzunehmen, dass die Erregung der *R*-Fasern anfangs am schnellsten abklingt, so dass die der *G*- und *B*-Fasern vorherrscht (Empfindung blaugrün), dass dann aber später gerade die Erregung der *R*-Faser am längsten bestehen bleibt, so dass schliesslich Roth die herrschende Empfindung ist, dazwischen Uebergang durch Blau und Purpur.

Die im An- und Abklingen der Lichtempfindung sich kundgebende Trägheit des Netzhautapparates bringt es mit sich, dass, wenn Zeiten des Bestrahltseins und Nichtbestrahltseins einer Netzhautpartie in regelmässigem Wechsel rasch aufeinander folgen, alsdann die Intensität der Lichtempfindung weder in den Zeiträumen der

Bestrahlung zur vollen Entwicklung kommen, noch in den Zeiträumen der Nichtbestrahlung vollständig verschwinden kann. Die Intensität der Lichtempfindung wird alsdann um einen gewissen Mittelwerth schwanken. Der Betrag der Schwankungen wird natürlich um so kleiner sein, je kürzer die einzelnen Zeiträume sind. Wenn daher deren Grösse unter einen gewissen Werth herabsinkt, so werden die Schwankungen unmerklich und der ganze Vorgang macht den Eindruck einer constanten Beleuchtung. Am leichtesten kann man die Bedingungen zu diesem Vorgang herstellen, wenn man eine rasch rotirende Scheibe unverwandt ansieht, die in weisse und schwarze Sectoren getheilt ist. Ein Netzhautpunkt ist nämlich alsdann so lange bestrahlt, als das Bild eines weissen, und so lange nicht bestrahlt, als das Bild eines schwarzen Sectors über ihn hinzieht. Wird eine solche Scheibe dreissig oder mehr Male in der Secunde umgedreht, so sieht sie aus wie eine gleichmässig helle Fläche, deren Helligkeit kleiner als die ihrer weissen und grösser als die ihrer schwarzen Sectoren ist. Im einzelnen Falle verhält sich der bestimmte Werth dieser scheinbaren Helligkeit zur Helligkeit der weissen Sectoren fast ganz genau wie die Gesammtoberfläche dieser letzteren zur ganzen Oberfläche der Scheibe. Ist also z. B. die Scheibe zur Hälfte weiss, zur Hälfte schwarz, so ist ihre scheinbare Helligkeit bei rascher Drehung gerade halb so gross als die Helligkeit der weissen Hälfte. Dieser Satz stellt eine merkwürdige mathemathische Beziehung fest zwischen dem Gesetz des Anklingens und dem Gesetz des Abklingens der Lichtempfindung. Da indessen die Entwickelung nicht ohne Anwendung des Calculs möglich ist, so muss sie hier unterbleiben.

Das verhältnissmässig ziemlich langsame Entstehen — „Anklingen“ — das noch langsamere Vergehen — „Abklingen“ — der Lichtempfindung, sowie die bedeutende Ermüdbarkeit haben ihren Sitz jedesfalls nur in den eigenthümlichen Anhangsapparaten der Sehnerven, in welchen die Bestrahlung chemische Processe auslöst. Denn die eigentliche Nervenfaser hat keine Eigenschaften, welche derartige Erscheinungen erklären liessen. Sie ermüdet fast gar nicht (siehe S. 100), die Erregung entsteht in ihr merklich gleichzeitig mit dem Reize und dauert nur eine kaum messbare Zeit nach Aufhören des Reizes.

Schon aus dem täglichen Leben bekannt sind die Intensitätsänderungen der Lichtempfindung durch den sogenannten „Contrast“. Eine helle Fläche erscheint nämlich da, wo sie an eine dunkle grenzt, heller, und die dunkle erscheint an der Grenze noch dunkler als sonst. Dies beruht jedesfalls nicht, wie man wohl behauptet hat, auf einer Täuschung des Urtheils, wie man etwa einen mittelgrossen

Menschen neben einem kleinen für gross und neben einem grossen für klein hält. Es handelt sich ganz entschieden um Modificationen der Erregbarkeit einer Netzhautpartie durch die Erregung in der Nachbarschaft. Der Netzhauttheil, welcher das Bild der hellen Fläche aufnimmt, ist da, wo er an den nur schwach erregten Theil grenzt, erregbarer und empfindet also stärker, die helle Fläche erscheint also an dieser Grenze noch heller und der andere Theil der Netzhaut ist da, wo er an den stark erregten Theil grenzt, weniger erregbar und empfindet also schwächer, d. h. hier an der Grenze erscheint die dunkle Fläche noch dunkler. Die mannigfachen anatomischen Zusammenhänge der Netzhautelemente untereinander lassen solche physiologische Wirkungen benachbarter Theile aufeinander ganz wohl begreiflich erscheinen.

X. Das Sehen.

Der Gesichtssinn kann jederzeit so viele qualitativ und quantitativ von einander unterscheidbare Lichtempfindungen vermitteln, als die percipirende Netzhautschicht vollständig von einander unabhängige Elemente besitzt. Jedesfalls ist jeder „Zapfen“ der äussersten Netzhautschicht ein selbständiges empfindendes Element. Von den „Stäbchen“ dagegen scheint nicht jedes einzelne einer gesonderten Empfindung fähig zu sein. Vielmehr scheint die einen Zapfen umgebende Gruppe von Stäbchen mit jenem zusammen eine physiologische Einheit zu bilden, so dass im Bewusstsein nicht unterschieden werden kann, welches von den Elementen der Gruppe erregt ist, oder ob mehrere derselben zugleich erregt sind. Bekanntlich besteht die äusserste Schicht der Retina in einem kleinen, dem Hornhautscheitel diametral gegenüberliegenden Theile von etwa 2 ^{mm} Durchmesser, dem sogenannten „gelben Fleck“, blos aus Zapfen und zwar aus besonders feinen, während man in den mehr seitlich gelegenen Theilen die Zapfen um so spärlicher zwischen den Stäbchen vertheilt findet, je weiter man sich vom gelben Fleck entfernt. Im gelben Fleck werden daher viel mehr unterscheidbare Lichtempfindungen im Bereiche einer Flächeneinheit Platz finden als auf den Seitentheilen der Netzhaut. Man kann füglich jeden Theil der Netzhaut, der eine von anderen unterscheidbare Empfindung vermittelt, d. h. jeden Zapfen, resp. jeden Zapfen mit der umgebenden Stäbchengruppe einen „Empfindungskreis“ nennen.

Vermöge der oben vorgetragenen Sätze über den Gang der Lichtstrahlen durch das Auge wird bei gehöriger Accommodation des brechenden Apparates jeder Punkt des Objectes nur einen Punkt der Netzhaut bestrahlen. Wenn zwei von verschiedenen Punkten des

Objectes ausgegangene Strahlenbündel zwei Punkte im selben Empfindungskreise der Netzhaut treffen, so werden sie zur Erregung einer und derselben Lichtempfindung beitragen, wenn sie aber verschiedene Empfindungskreise treffen, werden sie unterscheidbare Empfindungen veranlassen. Man wird daher bei richtiger Einstellung des Auges in den Lichtempfindungen genügendes Material besitzen, so viele Theile der vor den Augen gelegenen Gegenstände bezüglich der Intensität und Qualität (Farbe) der von ihnen ausgesandten Strahlen zu unterscheiden, als die Netzhaut Empfindungskreise enthält.

Man weiss ferner, dass im richtig accommodirten Auge der Ausgangspunkt eines Strahlenbündels, welches einen bestimmten Punkt der Netzhaut erleuchtet, in der geraden Linie liegen muss, welche den gedachten Netzhautpunkt mit dem Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen verbindet — oder kurz auf dem zu dem Netzhautpunkt gehörigen Richtungsstrahl. (Siehe S. 183.) Hierin liegt principiell die Möglichkeit, mit jeder selbständig ins Bewusstsein tretenden Lichtempfindung die Vorstellung einer bestimmten Richtung zu verknüpfen, in welcher die physikalische Ursache derselben zu suchen ist. Diese Fähigkeit, die Ursache einer elementaren Lichtempfindung in der richtigen Richtung vorzustellen, wird ohne Zweifel durch Vergleichung der Lichtempfindungen mit anderen Empfindungen und mit dem Bewusstsein von Bewegungsantrieben, welche zu den Empfindungen führen, mit einem Worte durch „Erfahrung“ gewonnen. Man braucht aber nicht nothwendig anzunehmen, dass diese Erfahrungen alle im individuellen Leben gemacht werden müssten. Sie können vielmehr auch von den Eltern auf die Nachkommen vererbt werden. Mag dem nun sein, wie ihm wolle, beim erwachsenen Menschen ist die Verknüpfung jeder bestimmten Lichtempfindung mit der zugehörigen Richtungslinie im Bewusstsein in hohem Grade entwickelt. Wir können daher, sowie wir ein Auge öffnen, nach jedem in dasselbe hineinscheinenden Objectpunkte richtig unsere Hand bewegen, und wir haben eine deutliche Vorstellung davon, wie die Richtungen zu den Objectpunkten nebeneinander liegen. Diese Entstehung einer Vorstellung von den räumlichen Beziehungen verschiedener Objecte auf Grund der von ihnen verursachten Lichtempfindungen ist das „Sehen“.

Nach den vorstehenden Erörterungen hat die sonst oft aufgeworfene Frage keinen Sinn mehr, wie es komme, dass man trotz des verkehrten Netzhautbildes aufrecht sehe. Man hat eben die Erfahrung gemacht, dass die von den oberen Netzhauttheilen gelieferten Lichtempfindungen verursacht werden durch unten gelegene Objecte u. s. w. Die eingeübte Verknüpfung jeder Lichtempfindung mit der Vorstellung eines äusseren leuchtenden Objectes in bestimmter

Richtung ist so fest, dass die Erregung einer Netzhautpartie gar nicht als innerer Zustand, als Empfindung zum Bewusstsein kommt, sondern eben als Vorstellung eines äusseren Objectes. Auf solche beziehen wir daher auch Erregungen, die gar nicht durch Strahlungen hervorgerufen sind. So „schwebt ein heller Kreis auf der Nasenseite vor dem Auge", wenn man auf der Schläfenseite den Augapfel drückt. So spricht man von Flimmern vor den Augen, wenn aus inneren Ursachen rasch wechselnde Erregungen in der Netzhaut statthaben.

Den Winkel zwischen den beiden zu zwei Objectpunkten, resp. ihren Netzhautbildern gezogenen Richtungsstrahlen nennt man den „Gesichtswinkel", unter welchem die Distanz der beiden Punkte erscheint. Die Genauigkeit oder Schärfe des Sehens werden wir — *ceteris paribus*, namentlich immer richtige Accommodation vorausgesetzt — um so grösser zu nennen haben, je kleiner der Gesichtswinkel des Abstandes zweier Punkte sein darf, ohne dass die Wahrnehmung derselben als zweier gesonderten Punkte aufhört.

Die Genauigkeit des Sehens ist für ein und dasselbe Auge in den verschiedenen Theilen des Gesichtsfeldes sehr verschieden. Fallen die Bilder der Punkte auf den sogenannten gelben Fleck, so genügt eine unter einem Gesichtswinkel von etwa einer Minute erscheinende Entfernung zweier Punkte, um sie, unter sonst günstigen Bedingungen, als getrennt wahrzunehmen. Fallen dagegen die Bilder der beiden Punkte nur etwa 5^{mm} seitwärts von der Netzhautmitte, so muss der Gesichtswinkel ihres Abstandes beinahe 6^0 betragen, wenn sie getrennt gesehen werden sollen. Diese enorme Abnahme der Genauigkeit des Sehens von der Netzhautmitte nach den Seitentheilen entspricht ganz dem bekannten Baue der Netzhaut. Man kann ja zwei Punkte nur dann als getrennt wahrnehmen, wenn zwischen ihren Bildern mindestens ein ganzer Empfindungskreis Platz hat, der unerregt bleibt oder mit andersartiger Erregung erfüllt ist. Die Empfindungskreise sind aber, wie oben (siehe S. 221) schon gezeigt wurde, in der Netzhautmitte sehr viel kleiner als in den Seitentheilen derselben.

Diese Thatsachen rechtfertigen die obige Bemerkung (siehe S. 191), dass für den Sehact die der Axe nahezu parallel einfallenden Strahlenbündel vorzugsweise wichtig sind. In der That stellen wir stets das Auge so, dass die Bilder der Objecte, welchen wir besondere Aufmerksamkeit schenken, auf den gelben Fleck fallen. Man kann sogar ganz genau willkürlich das Bild eines bestimmten Punktes auf die Mitte des gelben Fleckes, auf die sogenannte Netzhautgrube (*fovea centralis retinae*) fallen lassen. Man nennt alsdann

diesen Punkt den „fixirten“ Punkt und den im Auge festen Richtungsstrahl zur *fovea centralis* die Fixationsrichtung, die Sehaxe oder Gesichtslinie. Diese Linie fällt bei den meisten Augen nicht ganz genau mit der Symmetrieaxe des Augapfels zusammen. Ihr vorderes Ende weicht meist nasenwärts von der Symmetrieaxe ab. Das genaue Sehen mit dem gelben Fleck nennt man auch das „directe“ Sehen, das mit den Seitentheilen der Retina das „indirecte“.

Um sich eine Vorstellung davon zu machen, wie ausserordentlich ungenau das indirecte Sehen ist, mache man folgenden Versuch: Man lege ein bedrucktes Blatt vor sich in die bequemste Sehweite, halte unmittelbar davor einen Schirm, auf dem ein Punkt zum Fixiren bezeichnet ist, ziehe nun den Schirm weg und schiebe ihn sofort wieder vor, so dass für einen Augenblick, während dessen die Fixationsrichtung sich nicht verändern kann, das bedruckte Blatt sichtbar wird. Man wird auf diese Weise höchstens 3—5 Buchstaben lesen können, d. h. nur innerhalb eines ganz kleinen Raumes um die Fixationsrichtung herum werden die Formen der Objecte genau erkannt.

In der Augenheilkunde hat man ein bestimmtes Maassprincip der Sehschärfe willkürlich verabredet. Als Einheit gilt diejenige Sehschärfe, bei welcher Buchstaben oder andere Zusammenstellungen von senkrechten und wagrechten Strichen, schwarz auf weissem Grunde, deren Dicke $^1/_5$ ihrer Länge beträgt, erkannt werden, wenn ihre Länge unter einem Gesichtswinkel von 5 Winkelminuten erscheint. Beiläufig gesagt ist dies keineswegs der höchste Grad von Sehschärfe, der überhaupt vorkommt. Als Maass der Sehschärfe eines beliebigen Auges gilt nun die Grösse $s = \frac{d}{D}$, wo d die Entfernung bedeutet in welcher das Auge Buchstaben der beschriebenen Art von beliebiger Grösse erkennt und D diejenige Entfernung in welcher ein Auge von der Sehschärfe $= 1$. dieselben Buchstaben eben noch erkennen würde, d. h. also diejenige Entfernung in welcher die Höhe der betreffenden Buchstaben unter den Gesichtswinkel von 5 Minuten erscheinen würden. Selbstverständlich muss bei Prüfungen der Sehschärfe — nöthigesfalls durch Vorsetzen von Brillengläsern vor das zu prüfende Auge — dafür gesorgt sein, dass ein deutliches Netzhautbild von dem Probeobjecte entsteht.

Ein ziemlich grosses Stück der Netzhaut, nämlich die Eintrittsstelle des Sehnerven, entbehrt gänzlich der Elemente, welche wir oben als die lichtempfindenden erkannt haben. Demgemäss können auch wirklich von dieser Stelle keine Lichtempfindungen geliefert werden, und ein Object, dessen Bild auf dieses Stück Netzhaut fällt,

muss ungesehen bleiben. Da die Eintrittsstelle des Sehnerven oder der blinde Fleck nasenwärts vom gelben Fleck liegt, so muss der ungesehene Raum nach aussen vom Fixationspunkt liegen. Der Richtungsstrahl zur Mitte der Eintrittsstelle des Sehnerven liegt mit der Fixationsrichtung etwa in demselben wagrechten Meridianschnitt des Auges (siehe Fig. 18) und bildet damit einen Winkel von etwa 15°. Die Durchmesser des blinden Fleckes umspannen am Kreuzungspunkte der Richtungsstrahlen einen Gesichtswinkel von mehr als 6°. Der ungesehene Raum ist daher so gross, dass der ganze Kopf eines wenige Schritte entfernten Menschen darin Platz hat,

A **B**

und wenn man aus vierfachem Abstande der Strecke *A B* den Buchstaben *A* mit dem rechten Auge (bei geschlossenem linken) fixirt, so verschwindet *B* vollständig, und *A*, wenn man *B* mit dem linken fixirt.

Dieser Ausdehnung des ungesehenen Raumes entspricht die Grösse des Sehnerven, dessen Durchmesser ungefähr 2 mm beträgt, also am Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen einen Winkel von etwa 7° umspannt.

Der ungesehene Raum bildet übrigens keineswegs eine Lücke im gesehenen Raume. Er wird ausgefüllt mit Vorstellungen von Objecten, welche ähnliche Lichtempfindungen hervorbringen würden wie die nächst anliegenden wirklich gesehenen Gegenstände, wofern er nicht durch Lichtempfindungen des anderen Auges erfüllt wird.

Bei den Erfahrungen, durch welche wir lernen, mit jeder elementaren Lichtempfindung die Vorstellung von einer bestimmten Richtung zu verknüpfen, spielen die Bewegungen des Augapfels selbst die wichtigste Rolle. Schon aus diesem Grunde verdienen sie eingehende Betrachtung. Man weiss aus der Anatomie, dass der Augapfel im Fettpolster der Augenhöhle durch lockere, leicht verschiebbare Bindegewebsschichten so befestigt ist, dass er leicht nach allen Seiten gedreht werden kann um einen bestimmten Punkt, den man den „Drehpunkt“ genannt hat. Die unendliche Mannigfaltigkeit der Lagen, welche vermöge dieser Beweglichkeit der Augapfel annehmen kann, lässt sich (wie bei einem arthrodischen Gelenke siehe S. 48) so eintheilen: Es kann erstens die Sehaxe innerhalb eines gewissen kegelförmigen Raumes alle möglichen Richtungen haben. Es kann aber zweitens für jede bestimmte Richtung der Sehaxe durch Drehung um sie der Augapfel noch in unendlich viele verschiedene Stellungen kommen. Der Muskelapparat würde wie beim Schulter- und Hüftgelenke ausreichen, diese dreifach unendliche Mannigfaltigkeit von

Stellungen zu realisiren. Merkwürdiger Weise ist das den Bewegungsapparat beherrschende Nervensystem nicht im Stande, die Muskeln in allen erforderlichen Verhältnissen zu erregen, um alle mechanisch möglichen Stellungen des Augapfels wirklich hervorzubringen. Man kann nämlich dem Auge nur so viele verschiedene Stellungen geben, als die Gesichtslinie innerhalb des den Bewegungsumfang bezeichnenden kegelförmigen Raumes verschiedene Richtungen annehmen kann; ist der Gesichtslinie eine bestimmte Richtung gegeben, so ist damit factisch auch über die ganze Orientirung des Augapfels um die Gesichtslinie als Axe eindeutig verfügt, wenigstens wenn es sich um Sehen mit nur einem Auge handelt.

Um jede beliebige Augenstellung unzweideutig bezeichnen zu können, muss man vor allen Dingen eine ursprüngliche Stellung, die „Primärstellung" annehmen, auf welche sich jede andere beziehen lässt. Welche bestimmte Stellung zu diesem Zwecke am besten taugt, kann erst hernach angegeben werden. Um nun jede beliebige Augenstellung auf eine Primärstellung zu beziehen, genügen natürlich drei Winkelgrössen (von denen zwei die Lage der Gesichtslinie feststellen und eine die Orientirung des Augapfels um diese Lage). Man kann in sehr verschiedener Art drei solche Coordinatenwinkel definiren, aber die zweckmässigste ist die folgende: „Blickebene" heisst die Ebene, welche durch die Verbindungslinie der Drehpunkte beider Augen und durch die jeweilige Lage der Gesichtslinie des betrachteten Auges bestimmt wird; man kann alsdann einen ersten Coordinatenwinkel den Hebungswinkel (h) nennen, welcher die Neigung der Blickebene gegen die Primärlage dieser Ebene misst. Ein positiver Werth dieses Winkels bedeutet eine Erhebung der Blickebene über, ein negativer Werth eine Senkung derselben unter ihre ursprüngliche Lage. Ein zweiter Winkel, der Wendungswinkel (w), giebt an, um wie viel die Gesichtslinie von der Medianlinie in der Blickebene abweicht. Ein positiver Werth von w bedeute Abweichung des vorderen Theils nach links, ein negativer Werth nach rechts. Durch die Winkel h und w ist demnach die Lage der Gesichtslinie auf eine bestimmte Primärlage unzweideutig bezogen. Soll nun aber noch bestimmt werden, wie um diese Lage der Gesichtslinie der Augapfel orientirt ist, so muss noch ein dritter Winkel gegeben sein. Um ihn zu definiren, muss noch ein bestimmter Meridianschnitt des Auges definirt werden. Es sei derjenige, welcher in der gewählten Ausgangsstellung mit der Blickebene zusammenfiel. Er heisse der Netzhauthorizont; er enthält ganz bestimmte Netzhautelemente. Der dritte Coordinatenwinkel sei nun derjenige, welchen der Netzhauthorizont bei der jeweiligen Augenstellung mit der Blickebene macht. Dieser

Winkel heisst der Raddrehungswinkel (r), weil bei einer Veränderung dieses Winkels allein einem Beobachter die Iris wie ein Rad gedreht erscheinen würde. Ein positiver Werth von r soll bedeuten, dass die Raddrehung im Sinne des Zeigers einer von dem Auge angesehenen Uhr vor sich geht, und ein negativer Werth eine umgekehrte.

Der oben ausgesprochene Satz, dass mit der Lage der Gesichtslinie die Augenstellung schon vollständig bestimmt sei, kann also jetzt dahin ausgedrückt werden, dass, wenn die zwei Winkel h und w (welche die Lage der Gesichtslinie bestimmen) gegeben sind, der Winkel r mitgegeben ist oder dass r eine Function von h und w ist. Die Abhängigkeit des Winkels r von h und w gestaltet sich aber sehr einfach, wenn zum Coordinatenanfang eine gewisse Primärlage gewählt wird. Für die meisten Augen ist diese sozusagen natürliche Primärlage die Richtung der Gesichtslinie wagrecht nach vorn bei normaler aufrechter Kopfhaltung, für viele, namentlich kurzsichtige Augen, ist eine etwas abwärts gerade nach vorn gehende Richtung die natürliche Primärstellung. Werden die Winkel h, w und r auf diese natürliche Primärstellung bezogen, so gilt der Satz, dass r einerlei Vorzeichen hat mit dem Producte von h und w, und dass r Null ist, wenn das Product von h und w Null ist. D. h. also, wenn die Blicklinie nach rechts erhoben oder nach links gesenkt wird, so neigt sich die linke Seite des Netzhauthorizontes unter die Blickebene, wird dagegen die Blicklinie nach links erhoben oder nach rechts gesenkt, so neigt sich die rechte Seite des Netzhauthorizontes unter die Blickebene. Bei blosser Wendung des Blickes nach rechts oder nach links, sowie bei blosser Hebung oder Senkung des Blickes aus der Primärstellung bleibt der Netzhauthorizont in der Blickebene Auch die quantitative Abhängigkeit des Winkels r von h und w kann man ohne Formel durch folgenden Satz ausdrücken: Für jede Lage der Blicklinie ist die Orientirung des Auges so, als ob es aus der Primärstellung in die neue gekommen wäre durch einfache Drehung um einen Durchmesser seines Aequators in der Primärlage als Axe. Dieser Satz gilt übrigens für grosse Stellungsänderungen des Auges nur annäherungsweise.

Der Muskelapparat, welcher dem Auge die nach dem vorstehenden Gesetze möglichen Stellungen ertheilt, besteht bekanntlich aus sechs Muskeln. Ihre Zugrichtungen sind in Fig. 31 (siehe S. 228) im Grundriss dargestellt. Durch punktirte Linien mit entsprechender Bezeichnung sind die Axen angedeutet, um welche die Muskeln, jeder alleinwirkend gedacht, das Auge drehen würden. Nur die Axen des *r. externus* und *r. internus* konnten nicht angegeben werden, da sie im Mittelpunkt senkrecht zur Ebene der Zeichnung stehen. Man

sieht, dass die Muskeln paarweise fast genau Antagonisten sind, nämlich der *r. externus* und *internus*, der *r. superior* und *inferior*, der *obliquus superior* und *inferior*.

Fig. 31.

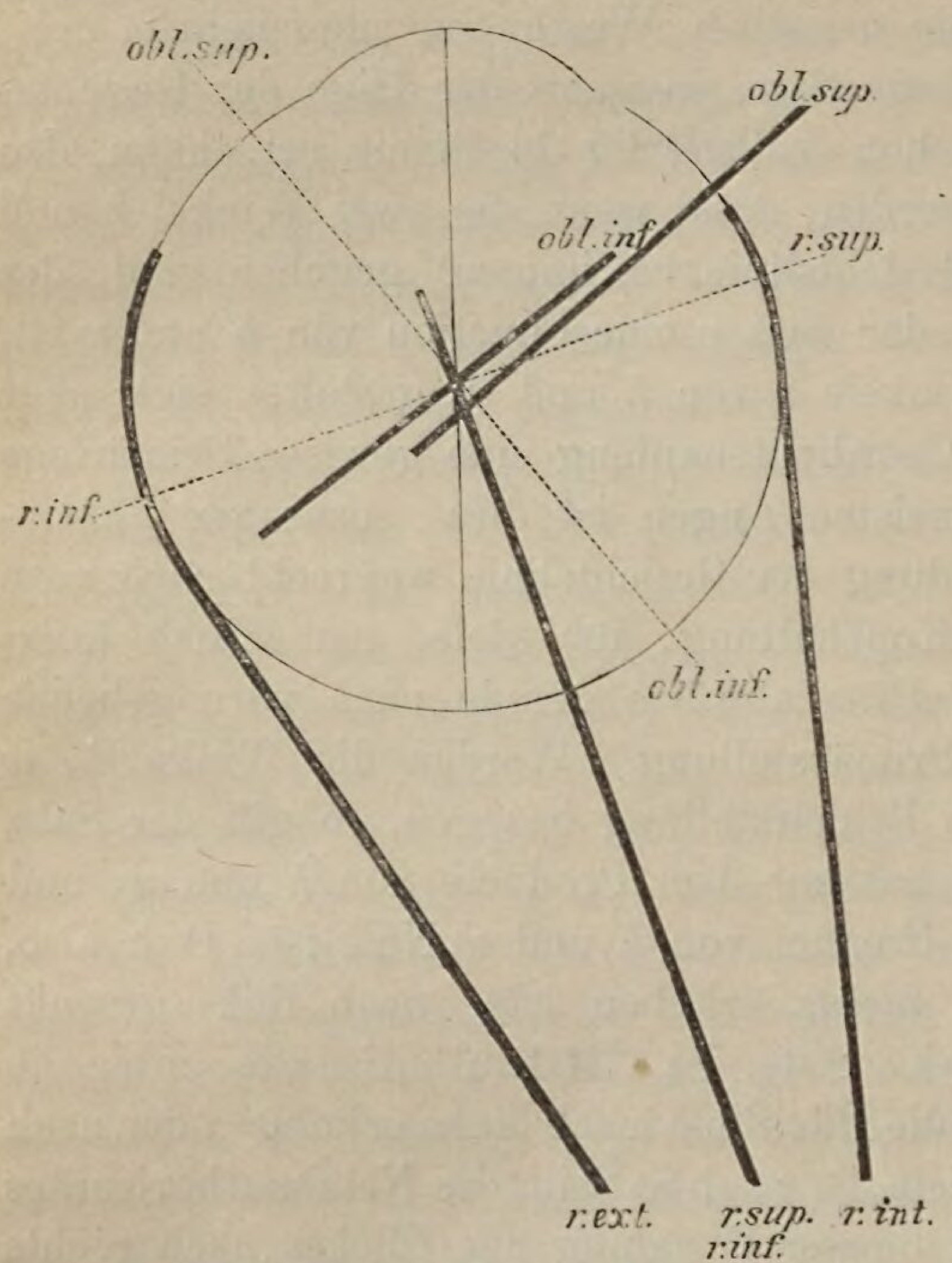
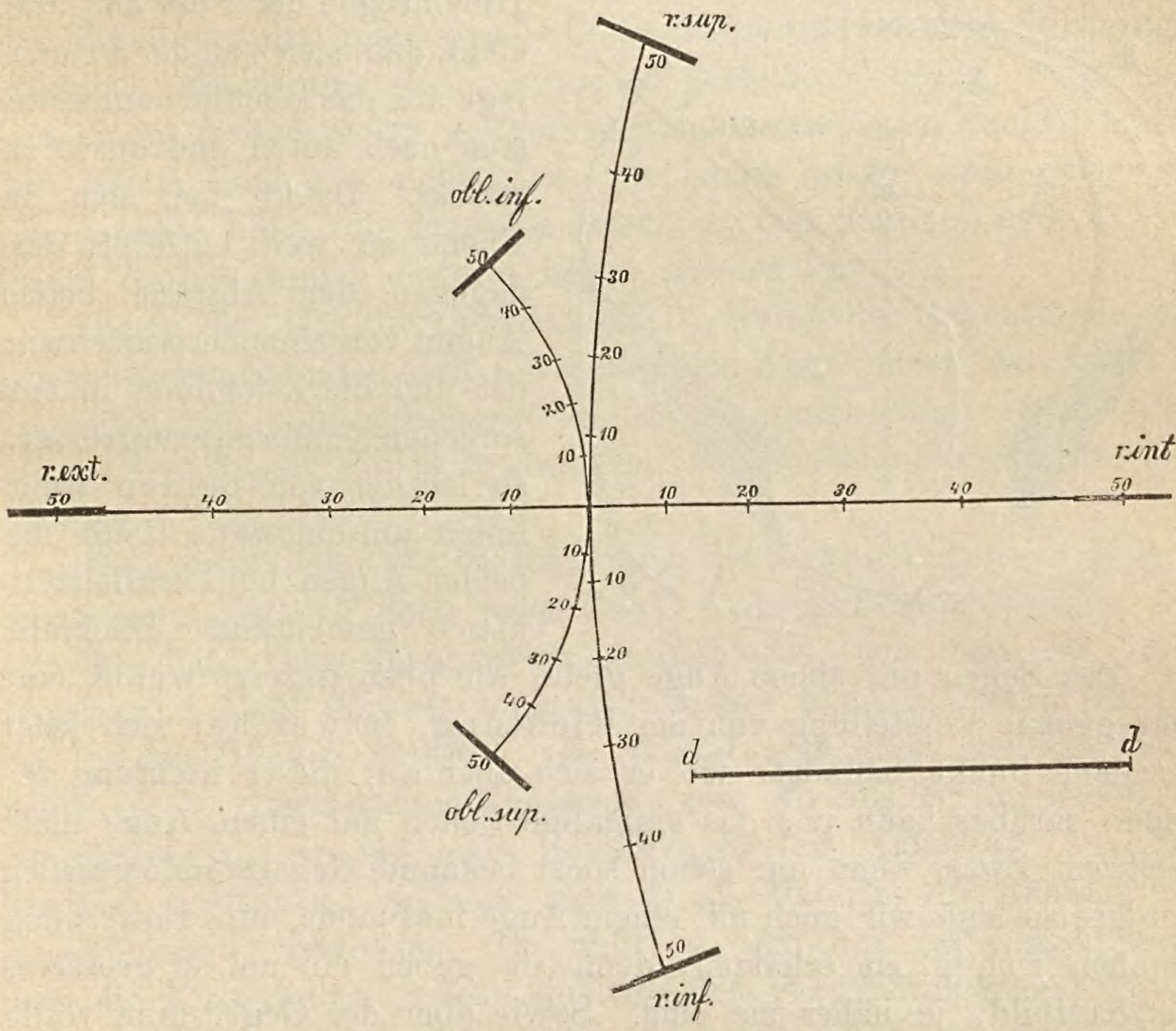


Fig. 32 (siehe S. 229) giebt eine Anschauung, welche Bahnen der Fixationspunkt auf einer zur Primärlage der Fixationsrichtung senkrechten Ebene beschreiben würde, wenn sich die sechs Muskeln, jeder allein, contrahirten. Der Drehpunkt ist in der durch die nebengezeichnete Linie *dd* gegebenen Entfernung senkrecht über dem Mittelpunkt der Figur zu denken. Die stärkeren Striche an den Enden der Bahnen deuten an, welcher Linie Bild bei der betreffenden Lage des Auges auf den Netzhauthorizont fallen würde. Die Zahlen an den Linien bedeuten, um wie viele Winkelgrade das Auge durch den betreffenden Muskel gedreht wäre, wenn der Fixationspunkt den Punkt bei der Zahl erreicht hat.

Die Anschauung der Fig. 32 ergiebt unmittelbar, dass zu einer senkrechten Erhebung der Blickrichtung der *r. superior* und der *obliquus inferior* zusammenwirken müssen, und zu einer senkrechten Senkung der *r. inferior* und *obliquus superior*. Diese beiden Paare von Muskeln verhalten sich nun dem Nervensystem gegenüber wie je ein Muskel. Es ist unmöglich, den *r. superior* allein zu erregen, stets fliesst gleichzeitig in den *obliquus inferior* ein Erregungsstrom von geeigneter Stärke, um mit der Contraction des *r. superior* zusammen eine Erhebung des Auges zu bewerkstelligen. Entsprechendes gilt vom *r. inferior* und *obliquus superior*. Der Augapfel besitzt also in gewissem Sinne nur vier Muskeln mit selbständiger Innervation, nämlich: 1. einen Heber (*r. superior* mit *obliquus inferior*); 2. einen Senker (*r. inferior* mit *obliquus superior*); 3. einen Auswärts-

wender (*r. externus*); 4. einen Einwärtswender (*r. internus*). Will man das Auge schräg nasenwärts erheben, so muss man daher einen Willensimpuls zum Einwärtswender (*r. internus*) einerseits und zum

Fig. 32.

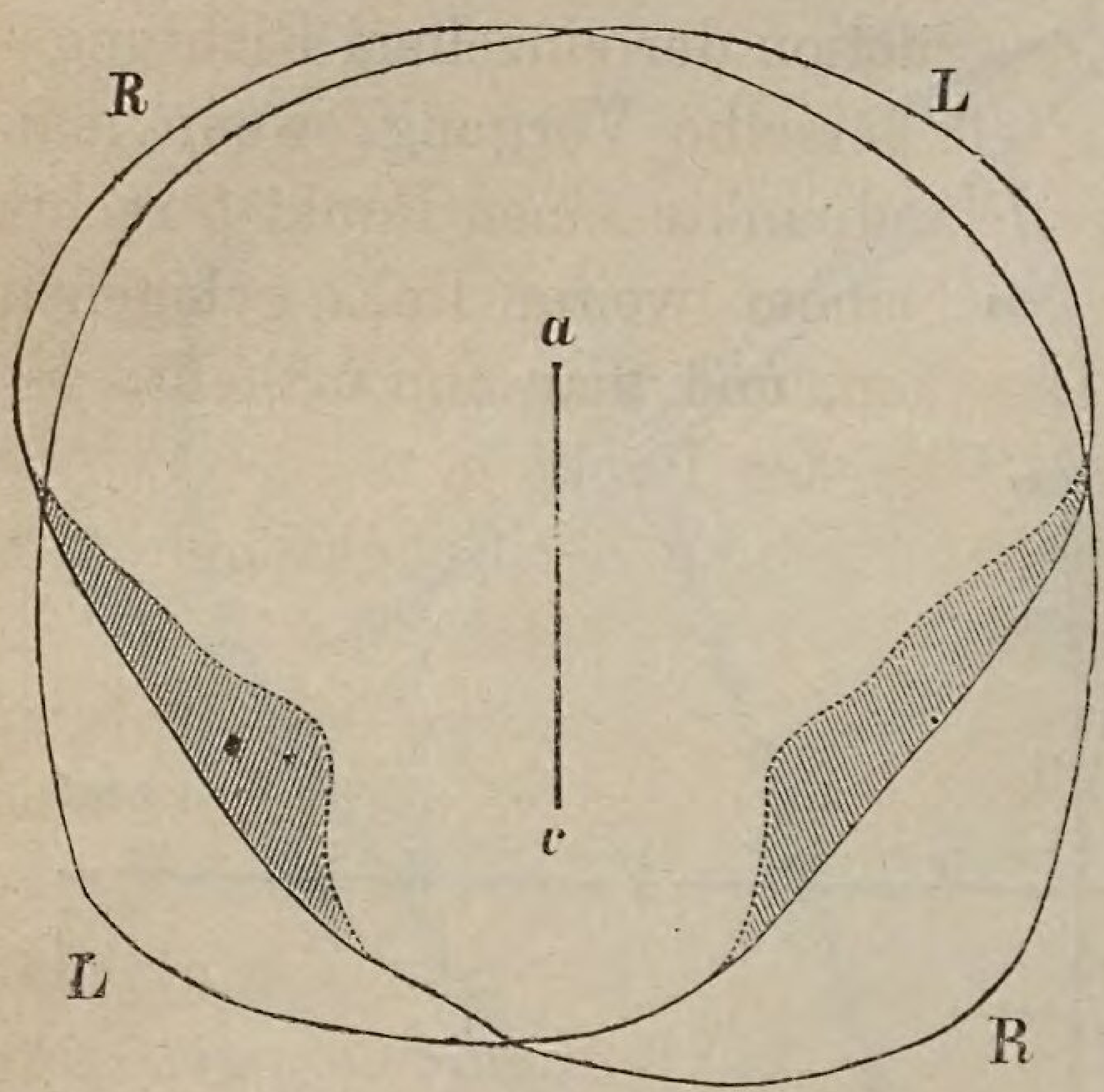


Heber (*r. superior* mit *obliquus inferior*) andererseits senden. Diese beiden Impulse sind vollständig von einander unabhängig und können in jedem beliebigen Verhältnisse zu einander stehen, so dass jede beliebige schräge Richtung der Bewegung möglich ist. Der Impuls zum Heber aber, der in seinem Ursprunge einheitlich ist, vertheilt sich innerhalb des Centralorganes in zwei Zweige, wovon der eine zum *r. superior*, der andere zum *obliquus inferior* geleitet wird, und die Intensität dieser beiden Zweige steht immer in demselben Verhältnisse, mag der Gesammtstrom stark oder schwach sein.

Von den Grenzen, innerhalb deren der Gesichtslinie jede beliebige Richtung ertheilt werden kann, giebt die für ein bestimmtes Augenpaar entworfene Fig. 33 (siehe S. 230) eine Anschauung. Man denke sich das Auge der Ebene der Zeichnung senkrecht gegenüber, so dass der Punkt *a* in der Primärstellung der fixirte ist, und zwar

in einem durch die Linie *a c* gemessenen Abstande.*) Das linke Auge kann alsdann alle Punkte der Ringlinie *L*, das rechte alle in der Ringlinie *R* eingeschlossenen Punkte fixiren. Man kann den eingeschlossenen Flächenraum passend als das Blickfeld bezeichnen. Die schraffirten Theile deuten das Hineinragen der Nase an. Man sieht, dass sich von der Primärlage aus das Blickfeld am weitesten nach unten und ausen erstreckt. Denkt man sich die Ebene so weit entfernt, dass dagegen der Abstand beider Augen von einander verschwindet und die Zeichnung in entsprechendem Maasse vergrössert, so ist der von **beiden** Ringlinien umschlossene Raum das beiden Augen bei Parallelstellungen gemeinsame Blickfeld.

Fig. 33.



Das Sehen mit einem Auge giebt, wie oben gezeigt wurde, eine sehr genaue Vorstellung von der **Richtung**, in welcher sich jeder gesehene Punkt befindet; wo er sich aber auf dieser Richtung befindet, darüber kann uns das einmalige Sehen mit einem Auge nicht belehren. Zwar, wenn nur schon sonst bekannte Gegenstände gesehen werden, so sind wir auch mit einem Auge im Stande, ihre Entfernung ziemlich richtig zu schätzen, denn sie geben ein um so grösseres Netzhautbild, je näher sie sind. Sowie aber der Gegenstand völlig unbekannt ist oder für einen andern gehalten wird, sind wir den grössten Irrthümern ausgesetzt. So begegnet es oft, dass wir einen hoch in der Luft schwebenden Raubvogel für eine ganz nahe fliegende Mücke halten, die eben ein gerade so grosses Netzhautbild liefern würde. Für nahe gelegene Objecte hat ein einzelnes Auge allesfalls einen Anhaltspunkt für die Schätzung der Entfernung in der Anstrengung des Accommodationsapparates, der erforderlich ist, um es deutlich zu sehen. Besondere Versuche haben indessen dargethan, dass die hierauf gegründete Schätzung der Entfernung sehr unvollkommen ist.

Wenn man jetzt dieselben Gegenstände mit demselben Auge von einer **anderen Stelle** aus betrachtet, dann wird man für jeden ge-

*) Bei wirklichen Beobachtungen muss man natürlich den Abstand und die Zeichnung im gleichen Verhältnisse vergrössern.

sehenen Punkt eine neue Richtung finden, auf welcher er liegen muss. Dadurch ist aber der Ort dieses Punktes als Durchschnittspunkt zweier Geraden im Raume vollständig gegeben. Somit ist die Möglichkeit ersichtlich, die Entfernung der Gegenstände mit einem Auge durch successive Betrachtung von verschiedenen Standpunkten zu erkennen. Im concreten Falle macht sich dies freilich nicht durch Ausmessung der Standlinie und geometrische Construction der einzelnen Richtungsstrahlen. Es ist aber doch principiell derselbe Vorgang, wenn man von einem weiter rechts gelegenen Standpunkte einen Punkt *b* rechts von einem Punkte *a* sieht, der von einem weiter links gelegenen Standpunkte links von demselben erschien, und man nun urtheilt: der Punkt *b* muss weiter entfernt liegen als der Punkt *a*.

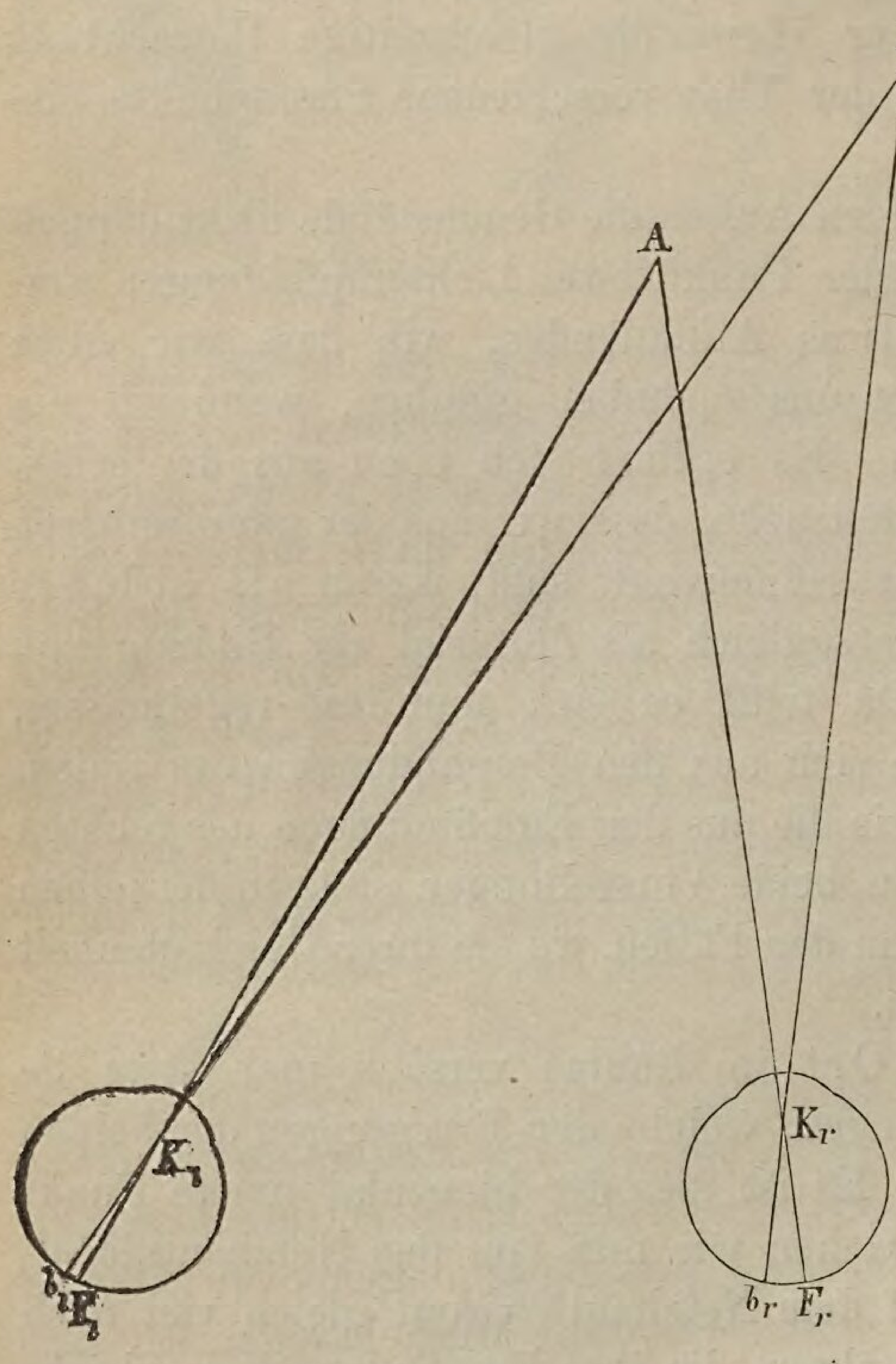
Genau das, was die successive Betrachtung der Gegenstände von verschiedenen Standpunkten mit demselben Auge bietet, das leistet in unendlich viel vollkommenerer Weise die gleichzeitige Betrachtung mit beiden Augen, die ja in der That verschiedene Standpunkte einnehmen.

Dass beim Sehen mit beiden Augen die Gegenstände nicht doppelt erscheinen, obgleich doch jeder Punkt zwei Lichtempfindungen verursacht, hat ebensowenig etwas Auffallendes, wie dass wir einen Gegenstand nicht doppelt vor uns zu haben glauben, wenn wir ihn mit beiden Händen betasten. Es erklärt sich eben aus der schon mehrfach hervorgehobenen Thatsache, dass wir uns der unmittelbaren Empfindungen, wo sie nicht schmerzhaft sind, kaum als solcher bewusst werden, sie vielmehr sogleich als Material zur Bildung von Vorstellungen verwenden. Da trifft es sich nun fast regelmässig, dass die Vorstellung, welche sich aus den Empfindungen des linken Auges aufbaut, dieselbe ist wie die aus den Empfindungen des rechten aufgebaute, wenigstens werden beide Vorstellungen stets in denselben Raum hineinconstruirt, selbst in den Fällen, wo sie ihrer Beschaffenheit nach nicht zusammenstimmen.

Genau an denselben Ort im Raume versetzt man stets die Ursache der beiden Empfindungen, welche den Erregungen der beiden Netzhautgruben entsprechen. Es ist dies der binocular fixirte Punkt oder binoculare Blickpunkt. Gehen wir nun von den Netzhautmittelpunkten in beiden Augen auf dem Netzhauthorizont gleich viel nach rechts, so kommen wir zu Punkten, die ihre Empfindungen in gleichweit nach links von der Fixationsrichtung abweichenden Richtungen nach aussen projiciren, vermöge der Erfahrungen, die schon am einzelnen Auge gemacht werden können. Gehen wir dann von diesen Punkten auf der Netzhaut gleichweit nach oben, so kommen wir zu Punkten, die ihre Empfindung in gleichweit nach unten von den

vorigen abweichenden Richtungen projiciren. Ebenso können wir nach links, nach links und oben, nach rechts und unten etc. von den Netzhautgruben gleichweit gehen, immer kommen wir zu Punktpaaren, welche sich entsprechen bezüglich der Abweichung ihrer Projectionsrichtungen von den Fixationsrichtungen der beiden Augen. Solche Punktpaare nennt man „identische Stellen". Wenn nun die einzelnen Punkte eines Gegenstandes ihre Bilder auf lauter identische Stellen der beiden Netzhäute entwerfen, dann werden alle diese Punkte ohneweiters als einfache erkannt. Dies ist der Fall bei Betrachtung sehr entfernter Objecte mit parallel gerichteten Blicklinien. In diesem Falle ist dann aber auch die Unterscheidung der überall sehr grossen Entfernungen mit beiden Augen nicht vollkommener als mit einem.

Fig. 34.



Anders wird die Sache, wenn die beiden Sehaxen auf einen näher gelegenen Punkt unter einem merklichen Winkel convergiren. Sei z. B. A in Fig. 34 der fixirte Punkt, der seine beiden Bilder auf den Netzhautgruben F_l des linken und F_r des rechten Auges entwirft. B sei ein zweiter Punkt des Gegenstandes und seine beiden Bilder b_l und b_r mögen an ihrer Beschaffenheit (Farbe und Helligkeit und stetigem Zusammenhang mit anderen Bildern) als Bilder desselben Punktes leicht kenntlich sein. Da das Bild im rechten Auge weiter links von der Netzhautgrube liegt als im linken Auge, so erscheint (siehe S. 231) der Punkt vom Standpunkt des rechten Auges weiter rechts vom fixirten Punkte als vom Standpunkte des linken. Daraus kann (natürlich ganz instinctiv) der Schluss gezogen werden, dass der wirkliche Ort des Punktes B nicht nur weiter rechts, sondern auch weiter entfernt ist als der Ort von A. Aehnliche Schlüsse liegen der ganzen Con-

struction eines binocular gesehenen, nach den drei Abmessungen des Raumes ausgedehnten Gegenstandes zu Grunde.

Es giebt übrigens auch bei convergenten Sehaxen stets gewisse Punkte des Raumes, welche ihre Bilder auf identische Stellen beider Netzhäute werfen. Ihr Inbegriff — „Horopter“ genannt — bildet eine zusammenhängende Linie, die sich nach beiden Seiten ins Unendliche erstreckt und in der Gegend des fixirten Punktes im Allgemeinen von merklich doppelter Krümmung ist. Eine nähere Betrachtung dieses geometrischen Gebildes ist nicht von grossem Interesse.

Bietet man den beiden Augen zwei perspectivische Ansichten desselben körperlichen Gegenstandes dar, aufgenommen für die Standpunkte der beiden Augen, so glaubt man in unüberwindlicher Täuschung den Gegenstand körperlich vor sich zu sehen. In der That entstehen dabei genau dieselben Netzhautbilder in beiden Augen welche der wirkliche Gegenstand hervorbringen würde. Vorrichtungen durch welche dies so geschehen kann, dass jedes Auge nur die für seinen Standpunkt entworfene Ansicht sehen kann, nennt man „Stereoskope“.

Das Urtheil über die Richtung und Entfernung, in welcher der binocular fixirte Punkt F liegt, gründet sich hauptsächlich auf das Bewusstsein von der Innervation der Muskeln, die zur bestimmten Fixation geführt hat. Gehen wir von einer bestimmten Lage des fixirten Punktes aus, etwa von der, in welcher er sich befindet, wenn beide Augen die Primärstellung einnehmen. Für ein normales Augenpaar würde dies die Lage in unendlicher Entfernung im Horizont gradaus nach vorn sein, denn die Primärstellung solcher Augen entspricht (siehe S. 227) der Richtung der Sehaxe gradaus nach vorn. Beide Sehaxen zielen dann also auf einen unendlich fernen Punkt — sind parallel. An einen beliebigen andern Ort kann der binocular fixirte Punkt, der „Blickpunkt“, gebracht werden durch drei Acte, nämlich erstens durch Hebung (resp. Senkung), zweitens durch Rechtswendung (resp. Linkswendung), drittens durch Annäherung. Es lässt sich nun zeigen, dass zu jeder wirklichen Verlegung des Blickpunktes drei von einander unabhängige und einfache Willensimpulse gehören, welche diesen drei Acten entsprechen. Es wurde oben schon bei der Lehre von den Bewegungen eines Auges gezeigt, dass dem Willen gegenüber die sechs Muskeln eigentlich nur vier selbständige darstellen, nämlich einen Heber der Sehaxe, bestehend aus *r. superior* und *obliquus inferior*, die nicht getrennt von einander erregt werden können, einen Senker, bestehend aus *r. inferior* und *obliquus superior*, einen Auswärtswender, *r. externus*, und einen Einwärtswender, *r. internus*. Man kann sich nun ferner sehr leicht am eigenen sowie an fremden Augen überzeugen, dass der Heber des

einen Auges niemals gesondert erregt werden kann, sondern stets mit dem Heber des andern Auges zusammen und in gleichem Maasse. Die *recti superiores* und *obliqui inferiores* beider Augen zusammen bilden also dem Willen gegenüber gleichsam einen einzigen Muskel, den Heber des binocularen Blickpunktes. Oder mit anderen Worten, man muss sich im Centralorgan eine Ganglienzellengruppe denken, welche einen vom Sitze des Willens zu ihr geschickten einfachen Erregungsstrom mit mechanischer Nothwendigkeit im richtigen Verhältniss auf die *recti superiores* und *obliqui inferiores* so vertheilt, dass beide Blickrichtungen um gleich viel gehoben werden. Eine zweite Ganglienzellengruppe muss man sich aus demselben Grunde denken, welche in ganz derselben Beziehung steht zu den *mm. recti inferiores* und *obliqui superiores*; diese Zellengruppe steht der Senkung des binocularen Blickpunktes vor. Ebenso muss man sich eine dritte denken, die den *r. externus* des rechten und den *r. internus* des linken Auges gleich stark und gemeinsam erregt auf einen einheitlichen Willensimpuls, welcher Rechtswendung des Blickes zum Ziele hat. Endlich muss man sich eine Zellengruppe denken, welche den *r. externus* des linken und den *r. internus* des rechten Auges gemeinsam beherrscht; zu ihr muss der Willensimpuls gehen, wenn eine Linkswendung des Blickes bezweckt wird. Denn man kann eben nie den *r. externus* des einen Auges contrahiren, ohne dass der *internus* des andern sich gleichzeitig zusammenzieht. Neben diesen vieren muss man sich nun aber noch zwei andere Coordinationscentra denken, die den Blickpunkt annähern oder entfernen. Die Annäherung des binocularen Blickpunktes bei gleichbleibender Richtung wird offenbar bewerkstelligt durch stärkere Convergenz der Sehaxen; denn Annäherung des Blickpunktes heisst eben, dass sich die Sehaxen näher am Auge schneiden. Hiezu führt natürlich eine gleichzeitige Contraction der beiden *recti interni*, sie müssen also durch das eine der beiden zuletzt gedachten Coordinationscentra innervirt werden. Ebenso muss das andere die beiden *recti externi* regieren, denn ein Willensimpuls, welcher Entfernung des binocularen Bildpunktes bezweckt, muss die Convergenz der Sehaxe vermindern, was durch gleichzeitige Contraction der beiden *recti externi* geschieht.

Hiernach ordnen sich die zwölf Muskeln beider Augen in sechs Gruppen: 1. Heber der Blickpunktes: *recti superiores* und *obliqui inferiores* beider Augen; 2. Senker des Blickpunktes: *recti inferiores* und *obliqui superiores* beider Augen; 3. Rechtswender des Blickpunktes: *r. externus* des rechten und *r. internus* des linken Auges; 4. Linkswender des Blickpunktes: *r. externus* des linken und *r. internus* des rechten Auges; 5. Annäherer des Blickpunktes: die beiden *recti*

interni. 6. Entferner des Blickpunktes: die beiden *recti externi*. Da jede dieser Gruppen ihr besonderes Coordinationscentrum hat und regelmässig nur vermittelst dieser der Wille auf die Augenmuskeln wirkt, so zieht sich stets nur eine oder mehrere dieser Gruppen zusammen. Dass jeder *r. externus* und jeder *r. internus* in zwei Gruppen vorkommt, hat nichts Auffallendes. Bei der grossen Verwickelung der Bahnen im Centralorgan kann ein Muskelnerv recht wohl von verschiedenen Centralstellen aus Erregungsströme erhalten (siehe S. 123). So gut wie z. B. der *rectus abdominis* sowohl von dem Centrum des Niesens wie von dem Centrum des Hustens aus erregt werden kann, ebenso gut kann auch z. B. der *r. internus* des linken Auges sowohl vom Centrum der Rechtswendung wie vom Centrum der Annäherung des Blickpunktes Erregung empfangen.

Die vorstehende Lehre war, was die Heber und Senker des Blickes betrifft, von Alters her bekannt. Was die anderen Gruppen betrifft, leuchtet sie weniger ein, und es ist gut, einige Thatsachen beizubringen, welche sie ausser Zweifel stellen. Man nehme an, die Sehaxen seien parallel gerichtet auf einen gradaus vor uns liegenden sehr fernen Punkt. Nun sei in der Gesichtslinie des rechten Auges nahe vor demselben ein sichtbarer Punkt und man gehe zur Fixation desselben über. Dazu ist keine Lageänderung des rechten Auges erforderlich und es brauchte lediglich der *r. internus* des linken Auges innervirt zu werden. Das ist aber nach unseren Sätzen unmöglich, denn er kann nur entweder mit dem *externus* des rechten Auges (als Rechtswender) oder mit dem *internus* des rechten Auges (als Näherer) innervirt werden. Da in unserem Falle aber die Gesichtslinie des rechten Auges ihre Richtung behalten soll, so darf weder sein *r. externus* noch sein *r. internus* allein mit dem *r. internus* des linken Auges zusammenwirken. Wir müssen vielmehr annehmen, dass sowohl vom Centrum der Rechtswendung als vom Centrum der Näherung des Blickpunktes Erregung ausgeht, damit sich die Contractionen des *r. internus* und *externus* am rechten Auge Gleichgewicht halten. Dies geschieht nun in der That. Man bemerkt nämlich bei dem beschriebenen Uebergang von der Fixation eines unendlich fernen Punktes zur Fixation eines nahe vor dem rechten Auge gelegenen an diesem stets ein leichtes Zucken, was eine Thätigkeit seiner Muskeln andeutet. Besonders deutlich aber verräth sich diese Thätigkeit dadurch, dass, wenn man den Versuch bei geschlossenem linken Auge anstellt, das ganze Sehfeld eine kleine Scheinbewegung nach rechts erleidet.

Im Sinne der vorgetragenen Lehren ist die Zusammenwirkung des *r. internus* des linken mit dem *r. internus* und *externus* des

rechten Auges bei dem gedachten Vorgange noch auf andere Weise erklärlich. Die Richtungen der verschiedenen Lagen des binocularen Blickpunktes müssen von einem Punkte aus gerechnet werden, und zwar ist dies normaler Weise der Mittelpunkt zwischen beiden Augen. Gehen wir nun von einem unendlich weit gerade vor jenem Mittelpunkte gelegenen Blickpunkt über zu einem Blickpunkte nahe und gerade vor dem rechten Auge, so muss erstens die binoculare Blickrichtung etwas nach rechts gewendet werden, daher Contraction des *r. externus* des rechten und des *internus* des linken Auges, und zweitens muss der Blickpunkt genähert werden: also Contraction der beiden *recti interni.* Die Effecte der Contractionen des *r. externus* und *internus* des rechten Auges heben sich dabei gegenseitig auf.

XI. Schutzorgane des Auges.

Der frei zu Tage liegende Abschnitt der Oberfläche des Augapfels kann zeitweise auch noch bedeckt und mithin vor schädlichen äusseren Einwirkungen geschützt werden durch das Schliessen der Augenlider. Dies sind bekanntlich zwei von oben und unten her vortretende Hautfalten, durch derbe Bindegewebsplatten ein wenig gesteift. Ein in weiten Ringen die Lidspalte umgebender Ringmuskel schiebt sie zum Schlusse zusammen. Dieser Muskel wird vom *n. facialis* beherrscht. Die Erregung kann einmal rein willkürlich geschehen, dann aber auch reflectorisch, und zwar sowohl vom heftig erregten — geblendeten — *n. opticus*, als auch von den in der Oberfläche des Augapfels und den Lidrändern verbreiteten sensiblen Fasern des *n. trigeminus* her. Letzteres geschieht schon bei der leisesten Berührung.

Die Oeffnung der Lidspalte scheint hauptsächlich bewirkt zu werden durch die Zusammenziehung der Muskelbündel, welche dicht an der Lidspalte hinlaufen und, sich in dem *m. sacci lacrymalis* fortsetzend, hinter dem Thränensacke ihren einen festen Punkt haben. Der andere feste Punkt liegt am äusseren Augenhöhlenrande, und da beide Punkte hinter dem Mittelpunkte der Hornhautkrümmung liegen, so muss die Anspannung diese Faserbündel über die Hornhaut zurückstreifen, d. h. eben die Lidspalte öffnen. Unterstützt wird dieser Vorgang noch durch die Hebung des oberen Augenlides, für welche ein eigener in der Augenhöhle von hinten nach vorn gehender Muskel, der *levator palpebrae superioris*, bestimmt ist. Er wird von einem Aste des *n. oculomotorius* beherrscht.

Die freie Oberfläche des Augapfels wird durch die zeitweilig darüber hinfliessende Thränenflüssigkeit feucht und rein erhalten. Durch die fettige Secretion der Meibom'schen Drüsen wird der Augenlidrand eingefettet und dadurch das Ueberfliessen der Thränenflüssig-

keit verhütet, so lange nicht diese Flüssigkeit im Uebermasse secernirt wird, wie beim Weinen. In der Regel wird die Thränenflüssigkeit vom Auge nach der Nase weiter befördert durch den aus der Anatomie bekannten *canalis nasolacrymalis*. Dieser beginnt im inneren Augenwinkel mit einer Erweiterung, dem sogenannten Thränensack. In ihn münden die Thränenröhrchen ein, welche mit ganz feinen Löchelchen an den Augenlidrändern beginnen. Dieser Apparat stellt ein kleines Pumpwerk dar, das durch die oben erwähnten Muskeln in Bewegung gesetzt wird, welche den Schluss und die Oeffnung der Lidspalte bewerkstelligen. Beim Schlusse des Lides nämlich wird das innere Augenlidband von den auf dem Augapfel ihren Stützpunkt findenden Fasern des Kreismuskels aus seiner Nische hervorgezogen. Dabei wird der Thränensack erweitert und er saugt sich von den Thränenpunkten her voll Flüssigkeit. Bei Wiederöffnung der Augenlider wird, wie oben schon erwähnt wurde, durch die Zusammenziehung des *m. sacci lacrymalis* das innere Lidband wieder nach innen gezogen und so der Thränensack ausgepresst; er kann sich aber nur nach der Nase entleeren, da die Zusammenziehung der dicht am Lidrande verlaufenden Muskelfasern die zwischen ihnen verlaufenden Thränenröhrchen comprimirt.

II. Theil. Die vegetativen Thätigkeiten.

6. Abschnitt. Die Säfte und ihre Bewegung.

1. Capitel. Das Blut.

1. Allgemeines.

Das Blut ist seiner Bestimmung nach der Vermittler des Stoffwechsels, denn es nimmt einerseits die assimilirten Nahrungsstoffe zunächst auf, um sie an die Orte zu führen, wo sie gebraucht werden, und es nimmt andererseits die in den Organen verbrauchten Stoffe wieder auf, um sie an die Stätten der Ausscheidung zu bringen.

Für sich betrachtet, ist das Blut ein Gewebe von Zellen mit flüssiger Intercellularsubstanz, welche Plasma genannt wird. Die Histiologie lehrt uns zwei Arten von Zellen im Blute kennen: die rothen und die farblosen. In einem Kubikmillimeter Blut sind beim Menschen mehr als 4,000,000 rothe Blutzellen enthalten, weisse nur etwa 8000—10,000, jedoch sind diese Verhältnisse nicht blos bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen, sondern sie ändern sich auch bei demselben Individuum je nach den Zuständen des Körpers bedeutend. Dem Gewichte nach macht die Intercellularflüssigkeit wohl stets mehr als die Hälfte des ganzen Blutes aus. Normale Mittelwerthe lassen sich noch nicht geben, am allerwenigsten für das menschliche Blut. Zu einiger Orientirung mag eine Analyse von Pferdeblut dienen, wo sich fand 637 per mille Plasma und 363 per mille Zellen.

Das specifische Gewicht des Plasma beträgt etwa 1,027, das der rothe Blutkörperchen schätzt man auf 1,105. Trotz dieses Unterschiedes der specifischen Gewichte sinken die Zellen im Plasma so langsam, dass sich meistens bis zur Gerinnung noch keine klare Plasmaschicht an der Oberfläche gebildet hat.

Den rothen Zellen verdankt das Blut seine tiefrothe Farbe und seine Undurchsichtigkeit. Auf diese beiden Eigenschaften des Blutes

hat daher Gestalt und Beschaffenheit der Blutkörperchen Einfluss, wenn auch der Farbstoff selbst unverändert bleibt. Setzt man z. B. Wasser zum Blute, so erscheint es im auffallenden Lichte dunkler, aber es ist weniger undurchsichtig. Offenbar rührt dies her vom nachweislichen Aufquellen der rothen Blutzellen. In diesem Zustande reflectiren dieselben weniger Licht, weil weniger Krümmungen und Knickungen an den Oberflächen vorkommen und weil wohl auch der Brechungsindex der gequollenen Blutkörperchen weniger von dem des Plasma differirt. Umgekehrt wird das Blut im auffallenden Lichte heller, dafür aber noch undurchsichtiger, wenn man concentrirte Salzlösungen, z. B. Kochsalzlösung zusetzt. Dadurch nämlich schrumpfen die Blutkörperchen, es giebt also noch mehr Facetten an denselben, welche einer diffusen Reflexion des Lichtes günstig und dem Durchlassen desselben ungünstig sind.

Die Gesammtmenge des im menschlichen Körper enthaltenen Blutes wird in verschiedenen Zeiten erheblich verschieden sein; man schätzt sie durchschnittlich zu etwa $^1/_{13}$ des ganzen Körpergewichts. Die beste Methode, die gesammte Blutmenge zu bestimmen, besteht darin, dass man einen wässerigen Auszug der ganzen Leiche so lange verdünnt, bis seine Farbe der einer bekannten Verdünnung des Blutes gleichkommt. Kennt man die Gesammtmenge des Auszuges, so kann man die darin enthaltene Blutmenge (welche eben die ganze Blutmenge der Leiche ist) berechnen, sowie man die Voraussetzung zulässt, dass die Farbe eines wässrigen Auszuges der Leiche lediglich von seinem Gehalt an Blutfarbstoff abhängt. Die färbende Kraft dieses Stoffes ist nämlich sehr gross, wie uns schon die alltägliche Beobachtung lehrt, dass ein paar Tropfen Blut ein grosses Gefäss voll Wasser sehr merklich färben.

II. Die rothen Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen des Menschen gleichen biconcaven Linsen. Der Durchmesser beträgt durchschnittlich etwa 0,007^{mm} (7 μ), die Randdicke beträgt durchschnittlich etwa 0,0016. Nach diesen Abmessungen kann man sich eine Vorstellung von der Oberfläche der Blutkörperchen machen. Die Rechnung ergiebt, dass die Gesammtoberfläche der im ganzen Körper enthaltenen rothen Blutkörperchen 2185 Quadratmeter beträgt. Diese ungeheure Oberfläche ist offenbar für die Förderung des Gasaustausches in den Lungen von grösster Bedeutung. Der Aggregatzustand der rothen Blutkörperchen ist fast flüssig, so dass sie am ersten suspendirten Tröpfchen oder Gallertklümpchen zu vergleichen sind. Man sieht dies, wenn man das Blut in den kleinsten Gefässen während

des Lebens beobachtet, was an manchen Stellen auch bei einigen Säugethieren möglich ist. Man sieht hier, wie sich die Blutscheibchen in beliebige Gestalten drängen lassen.

Zwei nähere Bestandtheile setzen das rothe Blutkörperchen zusammen, das sogenannte „Stroma" und das „Hämoglobin" — auch Hämatoglobulin oder Hämatokrystallin genannt —; letzteres bedingt die Farbe. Das Hämoglobin ist im Plasma oder Serum ganz leicht löslich, dennoch aber wird es von demselben nur unter ganz besonderen Umständen den Blutkörperchen entzogen, ohne dass, wie es scheint, weder das Hämoglobin, noch das Stroma eine eigentlich chemische Umsetzung erleidet. So z. B. lassen die Blutkörperchen ihr Hämoglobin fahren, wenn man das Blut wiederholt gefrieren und wieder aufthauen lässt, ebenso wenn man eine Reihe von elektrischen Schlägen hoher Spannung durch das Blut gehen lässt. Das Blut verwandelt sich durch diese Behandlung in eine klare Lösung des Hämoglobins und ist alsdann in weniger dicken Schichten vollständig durchsichtig, „lackfarbenartig". Aehnlich wirkt Entziehung des locker gebundenen Sauerstoffs (wovon weiter unten die Rede sein wird), ferner Verdünnung des Blutes mit Wasser, Zusatz von gallensauren Salzen, Schütteln mit Aether, Chloroform, Alkohol, Schwefelkohlenstoff, Arsenwasserstoff. Die letztgenannten Zusätze zum Blute lösen das Stroma nach und nach auf, daher ihre Wirkung nicht so räthselhaft ist. Das Hämoglobin krystallisirt, wenn es von den Körperchen getrennt ist, aus der Lösung im Serum leicht aus, wenn man dieselbe concentrirt oder abkühlt, in rhombischen Krystallen.

Das Hämoglobin geht mit dem Sauerstoff leicht eine lockere Verbindung ein — Oxyhämoglobin genannt. Sie entsteht schon beim Schütteln der Hämoglobinlösung mit gewöhnlichem Sauerstoff. Sie lässt aber ihren locker gebundenen Sauerstoff ebenso leicht wieder fahren; schon an das Vacuum giebt sie denselben ab, noch rascher an reducirende Substanzen, z. B. Schwefelammonium, Eisenoxydulsalze und metallisches Eisen. Dass übrigens das Oxyhämoglobin eine wirkliche chemische Verbindung des Sauerstoffes mit dem Hämoglobin ist, darauf deutet schon das optische Verhalten. In optischer Beziehung zeichnet sich nämlich das reducirte Hämoglobin durch einen Absorptionsstreif im gelben Theile des Spectrums aus. Schüttelt man die Lösung mit Sauerstoff, so zerfällt der Absorptionsstreif in zwei, deren einer der Linie D (Natriumlinie), der andere der Linie E des Sonnenspectrums näher rückt, der Raum dagegen, der dem Absorptionsstreif des reducirten Hämoglobins entspricht, ist beim Oxyhämoglobin hell. Die Lösung des reducirten Hämoglobin zeigt Dichroismus d. h. sie erscheint, in dünnen Schichten grünlich, in

dickeren bläulichroth bei durchfallendem weissen Lichte. Wenn die lockere Verbindung des Hämoglobins mit Sauerstoff zu Oxyhämoglobin eine chemische Verbindung ist, so muss ein festes Aequivalentverhältniss stattfinden. Sehr genau ist dasselbe freilich noch nicht ermittelt, doch dürfte nach annähernd übereinstimmenden Versuchen verschiedener Forscher anzunehmen sein, dass sich mit 1 ^{gr} Hämoglobin etwa 0,0024 ^{gr} Sauerstoff zu Oxyhämoglobin verbinden. Hiernach wäre das Molekulargewicht des Hämoglobins mindestens gleich 13,000 zu setzen, was bei der enorm verwickelten Zusammensetzung dieses Körpers nichts Erstaunliches hat. Es scheint ausser dem Oxyhämoglobin noch eine andere, etwas festere Sauerstoffverbindung des Hämoglobins zu geben, das sogenannte Methämoglobin.

Eine ähnliche Verbindung wie mit dem Sauerstoff geht das Hämogloblin ein mit Kohlenoxyd und mit Cyanwasserstoff. Diese beiden Stoffe verdrängen den Sauerstoff vom Oxyhämoglobin und lassen sich ihrerseits durch Sauerstoff nicht verdrängen. Vielleicht beruht auf diesem Umstand die giftige Wirkung der beiden Verbindungen.

Das Hämoglobin ist eine noch complicirtere chemische Verbindung als Eiweiss, denn dies findet sich unter den Spaltungsproducten des Hämoglobins neben einem stark eisenhaltigen Farbstoff, dem sogenannten Hämatin. Namentlich bei Behandlung des Hämoglobins mit Säuren tritt diese Spaltung ein, aber auch beim blossen Stehen in mässiger Temperatur. Es bilden sich dabei ausserdem noch freie Säuren aus dem Hämogloblin. Aus 100 Theilen Hämoglobin entstehen bei dieser Spaltung etwa 4 Theile Hämatin und nahezu 96 Theile Eiweiss (Globulin).

Das Stroma der rothen Blutkörperchen ist eine quellungsfähige, in Aether und Chloroform lösliche Substanz von höchst verwickelter Zusammensetzung. Neben einem eiweissartigen Körper kommt darin die unter dem Namen des Lecithin bekannte phosphorhaltige Verbindung vor. Im Blute ist in dem Stroma Quellungswasser vorhanden, und dies enthält wahrscheinlich Salze gelöst. Man findet namentlich Kali und Phosphorsäure in der Asche der Blutzellen. Ausserdem sind im Stroma der Blutkörperchen Spuren von Seifen, Fetten und Cholestearin.

Die rothen Blutzellen gehören sicher zu den an festen Stoffen reicheren Körperbestandtheilen. Wenn auch keine bestimmte Normalzahl angegeben werden kann, so wird man doch annehmen dürfen, dass durchschnittlich mehr als $^1/_4$ des Gewichtes der Blutkörperchen auf den festen Rückstand und weniger als $^3/_4$ auf das Wasser kommt.

III. Die farblosen Blutkörperchen.

Die farblosen oder weissen Blutkörperchen (*Leucocythen*) sind nackte Zellen von ganz ähnlicher Beschaffenheit, wie solche an vielen anderen Orten gefunden werden, z. B. im Bindegewebe, in der Lymphe, im Eiter. Da in jeder Zeiteinheit mit der Lymphe der grossen lymphatischen Stämme eine mehr oder weniger grosse Anzahl von „Lymphkörperchen" ins venöse Blut eingeführt wird, so müssen ohne Zweifel die weissen Blutkörperchen für eingewanderte Lymphkörperchen gelten.

Die weissen Blutkörperchen bestehen aus einer Protoplasmamasse, die um einen deutlich sichtbaren Kern gelagert ist. In Kugelform hat ein weisses Blutkörperchen einen Durchmesser von etwa $0{,}01^{mm}$. Es kann aber auch sehr verschiedene andere Formen annehmen, denn sein Protoplasma bewegt sich ziemlich lebhaft. Um dies im Blute von Säugethieren gut zu sehen, muss man dasselbe bei Körpertemperatur auf dem heizbaren Objecttisch mikroskopisch beobachten. Wie andere lebendige Protoplasmaklümpchen nehmen die weissen Blutzellen gern feine Körnchen, z. B. Farbstoffkörnchen, in sich auf.

Ist ein weisses Blutkörperchen an der Wand eines Capillargefässes festgeklebt, was oft geschieht, so wird es bei dem nahezu flüssigen Aggregatzustande seines Leibes leicht durch die feinen Poren der Gefässwand durchgedrückt. Ob dabei die active Beweglichkeit des Protoplasma eine Rolle spielt, ist noch nicht zu entscheiden. Insbesondere beobachtet man diese Auswanderungen weisser Blutkörperchen massenhaft in entzündeten Geweben. Vielleicht sind alle Eiterzellen ausgewanderte weisse Blutzellen oder Abkömmlinge von solchen. Begünstigende Momente für das Auswandern der Blutkörperchen scheinen einerseits hoher Druck im Gefäss und Langsamkeit des Stromes. Beide Momente sind in der Entzündung nach der Annahme der meisten Pathologen wirksam. Massenhafte Auswanderung farbloser Blutzellen kann jedoch sicher nur stattfinden, wenn die Wand der Kapillargefässe eine abnorme, eben durch den Entzündungsreiz gesetzte Beschaffenheit hat. Namhafte Pathologen sehen in dieser massenhaften Auswanderung farbloser Blutkörperchen eine zweckmässige Reaction des Organismus gegen in die Gewebe eingedrungene Mikroorganismen (Bakterien). Vermöge der schon erwähnten Eigenschaften nehmen die farblosen Blutkörperchen nämlich die Mikroorganismen in sich auf und tödten sie. Die farblosen Blutkörperchen wären also gleichsam eine gegen den eingedrungenen Feind — die Mikroorganismen — ausgesandte Armee. Siegt dieselbe im Kampfe, so haben wir eine gutartige Eiterung mit Ausgang in

Heilung. Behalten die eingedrungenen Mikroorganismen die Oberhand, so kommt es zur Verjauchung und Zerstörung des Gewebes.

Die ausgewanderten Blutkörperchen befinden sich bei der bekannten Disposition der Lymphräume wohl meist in solchen, d. h. in den Gewebelücken, von denen aus offene Wege zu den Lymphgefässen führen. Das ausgewanderte weisse Blutkörperchen ist ein Lymphkörperchen und kann also durch den *ductus thoracicus* wieder in das Blut zurückkommen. Es ist jedoch damit noch nicht gesagt, dass alle Lymphkörperchen, welche an der Einmündungsstelle der Lymphgefässe ins Blut ergossen werden, früher aus demselben ausgewanderte weisse Blutkörperchen seien. Es bleibt vielmehr auch jetzt, nachdem das Auswandern der weissen Blutkörperchen bekannt geworden ist, immer noch die Annahme sehr wahrscheinlich, dass die Lymphkörperchen zum grössten Theil in den Lymphdrüsen und in der Milz als Brut der daselbst sitzenden Zellen entstehen, und im Blute allmählich zu Grunde gehen. Ihre Trümmer sind wahrscheinlich die sogenannten Blutplättchen.

Man glaubte früher annehmen zu dürfen, dass die weissen Blutkörperchen die erste Entwickelungsstufe der rothen seien. Diese Annahme hat sich indessen als irrig erwiesen. Man weiss jetzt bestimmt, dass sich die rothen Blutkörperchen aus besondern — den Leucocythen allerdings sehr ähnlichen — Zellen entwickeln. Der Ort für diese Bildung der rothen Blutkörperchen ist (wahrscheinlich ganz ausschliesslich) das rothe Knochenmark, hauptsächlich der Wirbelkörper. Die Bildungszellen liegen in den perivasculären Räumen und die gebildeten Blutkörperchen wandern durch Oeffnungen der Wände in die Haargefässe ein. Die Haargefässwände müssen also an diesen Einwanderungsstätten der neuen Blutkörperchen viele beständig offene Löchelchen besitzen — eine gleichsam siebartige Beschaffenheit haben. Dadurch wird die ausserordentliche Zweckmässigkeit des Einschlusses dieser ganzen Apparate in starre knöcherne Kapseln verständlich. In der That, läge ein solches Capillargebiet mit siebartig durchlöcherten Wänden irgendwo zwischen den Weichtheilen, so würde die geringste zufällige venöse Stauung einen mächtigen Blutaustritt zur Folge haben, denn es steigt ja bei einer solchen sogleich der Druck in den Capillaren auf die Höhe des Druckes in den zuführenden Arterien, mithin weit über den Druck der umgebenden Flüssigkeiten, was den Austritt des Blutes in diese durch die Löcher zur Folge haben müsste. Ist aber die ganze Einrichtung in eine starrwandige Kapsel (einen Knochen) eingeschlossen, so ist kein Blutaustritt möglich, denn das erste minimste ausgetretene Tröpfchen brächte ja in dem in unausdehnbare Wände eingeschlossenen

Raume die Flüssigkeit unter so zu sagen unendlich hohen Druck, d. h. es kann eben kein Tröpfchen austreten.

Das Verhältniss der rothen und weissen Blutkörperchen ist nicht in allen Gefässprovinzen dasselbe, wofür später noch Belege vorkommen werden.

IV. Das Blutplasma.

Die Blutflüssigkeit oder das sogenannte „Blutplasma“ ist vor Allem ausgezeichnet durch die merkwürdige Eigenschaft der Gerinnbarkeit. Bekanntlich verwandelt sich jede aus dem Thierkörper herausgelassene Blutmenge alsbald in einen festen Körper von gallertartiger Beschaffenheit. Dass diese spontane Gerinnung zunächst dem Plasma zukommt, sieht man daran, dass das Plasma, auch wenn es von Blutkörperchen frei ist, diese Erscheinung zeigt. Bei manchen Blutarten (namentlich beim Pferdeblut) senken sich nämlich die Blutkörperchen schon vor der Gerinnung so weit, dass eine klare Plasmaschicht obenauf steht, und diese gerinnt ebenso wie das Gesammtblut.

Die Gerinnung des Säugethier- und Menschenblutes erfolgt in der Regel in den ersten zehn Minuten nach Austritt aus dem lebenden Körper. Arterielles Blut gerinnt etwas früher als venöses. Durch sofortiges Abkühlen auf 0° wird die Gerinnung verzögert (vielleicht in infinitum). Durch Warmhalten und erwärmen bis höchstens 50° wird die Gerinnung beschleunigt, desgleichen durch Zusatz von Wasser. Zusatz von Alkalien, namentlich von Ammoniak, von Alkalisalzen (z. B. schwefelsaurem Natron), Peptonen, von schwachen Säuren, insbesondere von Kohlensäure (die man gasförmig durchleitet), hindert die Gerinnung oder verzögert sie wenigstens.

Schlägt man das Blut, so tritt die Gerinnung etwas schneller ein, aber es gesteht nicht das ganze Blut zu einer Galerte, sondern der Stoff, dessen Festwerden die Gerinnung bedingt — das Fibrin — scheidet sich in Flocken und Klümpchen aus, die sich an die Ruthen anhängen, womit das Blut geschlagen wurde. Nimmt man diese Fibrinflocken heraus, so hat man das sogenannte „defibrinirte Blut“. Die Flüssigkeit, in welcher hier die Körperchen suspendirt sind (Plasma minus Fibrin), nennt man Serum; man kann es leicht klar abheben, wenn man die Körperchen sich senken lässt, was durch Centrifugalkraft sehr beschleunigt werden kann.

Wenn das Blut ruhend in Masse geronnen ist, so zieht sich die Galerte nach einiger Zeit zusammen — bildet die sogenannte „*placenta sanguinis*“ — und presst aus sich eine klare, fast wasserhelle

oder leicht gelbliche Flüssigkeit aus, diese ist offenbar wiederum nichts anderes als Serum, d. h. Plasma minus Fibrin.

Das Fibrin ist ein eiweissartiger Körper. Es bildet sich wahrscheinlich erst während der Gerinnung durch Einwirkung eines fermentartigen Körpers auf einen der eiweissartigen Bestandtheile des Blutplasma, ähnlich wie das Milchcaseïn durch gewisse Fermente in die geronnene Modification verwandelt wird. Das Blutgerinnungsferment soll aus zerfallenen weissen Blutkörperchen entstehen. Das Absterben und Zerfallen von solchen wäre hiernach eine Vorbedingung für die Gerinnung. In der That soll das defibrinirte Blut stets weniger weisse Körperchen enthalten als das lebende Blut. Nach einer viel verbreiteten Hypothese tragen übrigens zur Fibrinbildung zwei verschiedene eiweissartige Bestandtheile des Blutplasmas unter Einwirkung des Fermentes bei. Dass die Blutgerinnung eine gährungsartige Erscheinung ist, wird auch durch die Thatsache wahrscheinlich, dass bei ihr Wärme frei wird.

Das circulirende Blut wird vor der Gerinnung geschützt durch seinen Stoffaustausch mit den anderen Geweben. Offenbar beseitigt derselbe *eine* der Gerinnungsursachen — *welche*, wissen wir noch nicht — fortwährend in demselben Maasse, in welchem sie durch die inneren Processe des Blutes gebildet wird. In dem aus dem lebenden Körper herausgenommenen Blute verlaufen diese Processe vermuthlich noch fort und bilden die Gerinnungsursache; sie kann aber nun nicht mehr durch den Stoffaustausch mit anderen Geweben beseitigt werden und tritt daher in Wirksamkeit.

Das Blut bleibt übrigens auch sehr lange ungeronnen, wenn es zwar in keinem Stoffaustausch mit anderen Geweben mehr steht, aber wenigstens noch in die *normale* Gefässwand eingeschlossen ist, z. B. das in einer grösseren Arterie still stehende Blut. Sowie aber mit diesem Blute ein fremder Körper, besonders ein Körper mit rauher Oberfläche, in Berührung kommt, erfolgt die Gerinnung alsbald, und zwar geht sie allemal von der Oberfläche des Fremdkörpers aus. Dies wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass die weissen Blutkörperchen sich gern an rauhe Flächen anhängen, hier unter abnorme Bedingungen versetzt, rasch zerfallen und so eine reichliche Fermentbildung zu Stande kommt. Die Berührung mit der natürlichen Gefässwand dagegen, als zu den natürlichen Lebensbedingungen der farblosen Blutkörperchen gehörig, beschleunigt ihren Zerfall nicht. Das lange Flüssigbleiben des Blutes in den Blutgefässen verliert so das Räthselhafte. Dafür, dass die Fibrinbildung regelmässig von den Berührungsstellen des Plasma mit fremden Körpern ausgeht,

spricht auch der Umstand, dass stets der ganze Fibringehalt einer geschlagenen Blutmenge an den schlagenden Stäben anhängt.

Das Serum ist eine klare, schwach alkalisch reagirende wässrige Lösung einer Anzahl verschiedener Stoffe. Darunter stehen bezüglich der Menge obenan die eiweissartigen Körper. Eine vom Hühnereiweiss kaum zu unterscheidende Verbindung macht im Menschenblute 5 – 6 % des Serums aus. Ihm verdankt das Serum die Eigenschaft, in der Hitze zu gerinnen, besonders nachdem es neutralisirt ist. In kleineren Mengen enthält das Serum noch sogenannte Globuline, d. h. eiweissartige Körper, welche ohne Gegenwart von Kochsalz in Wasser nicht löslich sind, die daher aus dem Serum ausfallen, wenn man ihm durch Dialyse die Salze entzieht. Bei Hunger sinkt die Menge der eigentlichen Albumine und es wächst die der Globuline. Es scheinen daher die Globuline die Form zu sein, unter welcher das Blut Eiweisskörper aus einem Organe in das andere überführt, was eben bei mangelnder Zufuhr von aussen zur Ernährung der lebenswichtigsten Organe — insbesondere des Hirns — in höherem Maasse erforderlich ist.

Fette enthält das Blutserum in sehr wechselnder Menge. Nach fettreichen Mahlzeiten ist das Serum von suspendirten Fettkügelchen milchig getrübt. Auch fettsaure Alkalien — sogenannte Seifen — sind stets in nachweisbaren Spuren im Serum vorhanden, sowie ferner das den Fetten in manchen Beziehungen ähnliche Cholestearin.

Die stickstoffhaltigen krystallisirbaren Stoffe, welche im Harn vorkommen, sind fast sämmtlich auch im Blutserum nachgewiesen: Kreatin, Kreatinin, Harnsäure, Harnstoff, Hippursäure etc., ferner noch Zucker (bis zu 0,15 %) und Milchsäure. Die genannten organischen Verbindungen sind jedoch sämmtlich in quantitativ nicht allgemein angebbaren, sehr kleinen Mengen vorhanden. Endlich enthält das Serum mehrere mineralische Stoffe, vorwiegend Kochsalz. Der Anwesenheit des Dinatriumphosphates PO_4Na_2H schreibt man die Alkalescenz zu, welche einer Sodalösung von 0,2 bis 0,4 % entspricht.

V. Quantitative Zusammensetzung des Blutes.

Die quantitative Zusammensetzung des Gesammtblutes aus den sämmtlichen aufgezählten Bestandtheilen ist ohne Zweifel selbst bei einem Individuum beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Es lässt sich hierüber aber nichts Allgemeines aussagen. Selbst im einzelnen Falle lässt sich die quantitative Bestimmung der einzelnen Bestandtheile nur sehr unvollkommen ausführen, besonders die der Blutkörperchen, weil die letzteren durch kein Hilfsmittel in un-

verändertem Zustande vom Plasma oder Serum getrennt werden können.

Um indirect die Gesammtmenge des Plasmas und somit der Körperchen berechnen zu können, müsste man einen Stoff kennen, der ausschliesslich im Plasma, nicht in den Körperchen vorkommt. Wenn man alsdann einerseits den Gehalt des Plasmas an diesem Stoffe ermittelt und andererseits den Gehalt des Gesammtblutes an demselben, so ist offenbar die letztere Zahl, durch die erstere dividirt, die Menge Plasma, welche in der Gewichtseinheit Blut enthalten ist. Hat man erst diese gefunden, so kann man die einzelnen Stoffe, die im Gesammtblute und im Plasma oder Serum quantitativ bestimmt sind, auf diese beiden Bestandtheile durch Rechnung vertheilen. Man hat als einen solchen dem Plasma allein angehörigen Stoff bis jetzt nur das Fibrin ansehen zu dürfen geglaubt. Diese Methode kann also nur da angewendet werden, wo es gelingt, vor der Gerinnung körperchenfreies Plasma zur Bestimmung seines Gehaltes an Fibrin zu erhalten. Sie ist daher bis jetzt nur auf Pferdeblut angewandt worden, dessen Körperchen sich so rasch senken, dass vor der Gerinnung eine klare Plasmaschicht abgehoben werden kann.

Zur Orientirung über die quantitative Zusammensetzung des Blutes, mag jedoch hier das Resultat einer älteren Untersuchung über das Menschenblut dienen, die nach anderen vielleicht principiell nicht ganz einwurfsfreien Methoden angestellt ist, die namentlich wohl den Gehalt des Blutes an Körperchen etwas zu hoch erscheinen lässt, die aber auch heute noch die richtigste Vorstellung von der durchschnittlichen Zusammensetzung des Menschenblutes geben dürfte.

1000 gr Blut eines 25 jährigen Mannes enthielten:

an Zellen . . .	513,03 gr	an Plasma . .	486,98 gr
Wasser . . .	349,69	Wasser . . .	439,02
fester Rückstand	163,33	fester Rückstand	47,96
	513,02		486,98

In pro mille ausgedrückt enthielt von demselben Individuum:

	Das Gesammtblut	das Plasma	die Blutkörperchen
Wasser	788,71	901,51	681,63
Eiweiss u. and. org. St.	192,10	81,92	296,07 *)
Fibrin	3,93	8,06	—
Hämatin	7,38	—	15,02
Chlornatrium	2,701	5,546	—

*) Den Hauptposten in dieser Zahl liefert der neben Hämatin aus dem Hämoglobin abgespaltene Eiweisskörper.

	Das Gesammtblut	das Plasma	die Blutkörperchen
Chlorkalium	2,062	0,359	3,679
Schwefels. Kalium . .	0,205	0,284	0,131
Phosphors. Natrium. .	0,458	0,273	0,633
Phosphors. Kalium . .	1,203	—	2,343
Phosphors. Calcium .	0,193	0,298	0,094
Phosphors. Magnesium.	0,137	0,218	0,060
Natron	0,921	1,532	0,340
	1000,000	1000,000	1000,000

Man sieht aus dieser Tabelle, dass in dem Blutplasma die Natronsalze, in den Körperchen die Kalisalze vorherrschen, Chlornatrium fehlt in den Körperchen ganz, was indessen nicht bei allen Blutarten der Fall sein soll.

VI. Gase des Blutes.

Bringt man Blut ins Vacuum, so entweichen daraus gewisse Mengen Sauerstoff, Kohlensäure und Stickstoff. Im Durchschnitt geben 100 $_{cm}{}^3$ Blut aus der Carotis des Hundes, wenn man die Gasvolumina misst, bei 0° und 760^{mm} Quecksilberdruck etwa

19,2 $_{cm}{}^3$ Sauerstoff,
40,0 $_{cm}{}^3$ Kohlensäure,
2,6 $_{cm}{}^3$ Stickstoff.

Das wäre in Gewicht ausgedrückt etwa 0,027^{gr} 0, 0,075^{gr} CO_2 und 0,002^{gr} N. Man sieht also, dass der Gehalt an diesen auspumpbaren Gasen dem Gewichte nach noch nicht $^1/_{10}$% erreicht, aber sie sind gleichwohl physiologisch von grösster Wichtigkeit, wenigstens der Sauerstoff und die Kohlensäure. Ohne diesen Gehalt des Blutes an auspumpbarem Sauerstoff insbesondere kann das Leben eines Säugethieres kaum einige Minuten fortdauern. Der ins Vacuum entweichende Stickstoff ist offenbar einfach absorbirt im Blute enthalten, das ja bei der Circulation in den Lungen beständig mit der stickstoffhaltigen Atmosphäre in Berührung kommt und ähnlich wie Wasser, das mit Luft in Berührung steht, eine kleine Menge Stickstoff aufnimmt. Dieser absorbirte Stickstoff spielt keine Rolle bei den Processen im Blute und verdient keine weitere Beachtung.

Von dem aus dem Blute auspumpbaren Sauerstoff ist ein kleiner Theil sicher auch als einfach absorbirtes Gas in der Flüssigkeit verbreitet, der überwiegend grösste Theil desselben ist aber ohne Zweifel chemisch an das Hämoglobin gebunden und bildet damit die schon früher als „Oxyhämoglobin“ geschilderte Verbindung. Es ist

daher der Gehalt des Blutes an auspumpbarem Sauerstoffe in weiten Grenzen unabhängig von der Dichtigkeit des Sauerstoffes in dem darüber stehenden Luftraume, was bei einem blos mechanisch absorbirten Gase nicht der Fall sein würde. Man darf sich übrigens nicht etwa vorstellen, dass jene Verbindung durch die Berührung des Blutes mit dem Vacuum auf geheimnissvolle Weise zerlegt wird. Die Zerlegung der Verbindung geschieht vielmehr durch die in allen Körpern beständig vorhandene Molekularbewegung, welche wir Wärme nennen. Die neuere Chemie bezeichnet solche Vorgänge bekanntlich als „Dissociation“. Das Vacuum thut bei der Abscheidung des Sauerstoffes aus dem Blute nichts Anderes, als dass es die dissociirten Sauerstoffmoleküle sofort aus dem Bereiche der Hämoglobinmoleküle fortschafft, so dass keine Wiedervereinigungen stattfinden können, welche, wenn eine Sauerstoffatmosphäre von gehöriger Dichtigkeit über dem Blute steht, eben so häufig sind wie die Dissociationen. Im Ganzen erscheint alsdann der Gehalt an Oxyhämoglobin als ein beständiger. Für diese Auffassung spricht besonders die Thatsache, dass die Abscheidung des Sauerstoffes durch Erhöhung der Temperatur sehr beschleunigt wird. Natürlich darf diese nicht über etwa 40^0 hinausgetrieben werden, weil sonst tiefer greifende Zersetzungen im Blute eintreten. Bei 0^0 entweicht der Sauerstoff des Oxyhämoglobins gar nicht ins Vacuum. Die Neigung des Oxyhämoglobins zur Dissociation bei der Temperatur des lebenden Körpers, sorgt dafür, dass die Blutflüssigkeit stets freien Sauerstoff absorbirt enthält.

Die auspumpbare Kohlensäure ist im Blute an Alkalien gebunden — wahrscheinlich grösstentheils an Natron, da dieses Alkali in so grosser Menge vorhanden ist, dass es der ganzen Blutflüssigkeit eine nicht ganz schwache alkalische Reaction ertheilt. Dass die Abscheidung der sämmtlichen Kohlensäure ins Vacuum wie die des Sauerstoffes vom Hämoglobin als blosse Dissociation aufzufassen sei, ist nicht wahrscheinlich. Die chemische Anziehung zwischen Kohlensäure und Natron ist, wenn auch nicht sehr, doch wohl immerhin so stark, dass bei den niedrigen Temperaturen, welche hier in Betracht kommen, die Dissociationen von Molekülen der Verbindung schwerlich sehr häufig sein werden. Eine eigentlich chemische Rolle kann aber auch bei der Austreibung der Kohlensäure die Anwesenheit des Vacuums nicht spielen. Sie kann vielmehr auch hier nur in der Weise begünstigend wirken, dass sie das Product anderweitiger zersetzenden Kräfte sofort aus dem Wege schafft und mithin die Wiedervereinigung der frei gewordenen Kohlensäure mit zurückbleibenden freien Natronmolekülen unmöglich macht. Zur Zerlegung der kohlensauren Salze

im Blute wirken wahrscheinlich neben der Wärmebewegung noch Stoffe die wie fixe Säuren wirken, mit. Gleichwohl ist die vollständige Austreibung der Kohlensäure ins Vacuum ist noch immer eine sehr räthselhafte Erscheinung. Besonders merkwürdig ist die Thatsache, dass ins Vacuum bei rascher Auspumpung nicht nur die ganze Kohlensäure des Blutes entweicht, sondern sogar noch Kohlensäure von einfach kohlensaurem Natron, das man dem Blute eigens zugesetzt hat.

Man hat folgende Erklärung von dem Verhalten der Kohlensäure im Blute zu geben versucht. Die Substanz der rothen Blutkörperchen hat nach Art einer Säure starke Anziehungskraft zu den elektropositiven Metallen, und insbesondere zum Kalium, daher sind die Blutkörperchen an diesem Metalle verhältnissmässig sehr reich. Kommt nun aber sehr viel Kohlensäure ins Plasma, etwa durch Berührung desselben mit einer sehr kohlensäurereichen Atmosphäre oder Flüssigkeit (wie z. B. in den functionirenden Kohlensäure bildenden Geweben), so zieht dieselbe von dem Kaliumgehalt der Blutkörperchen einen Theil heraus, um sich damit zu verbinden. Steht dagegen das Blut unter einer kohlensäurefreien Atmosphäre, oder gar unter einem Vacuum, so dass sein Plasma keine Kohlensäure absorbirt halten kann, dann gewinnt die Anziehungkraft der Blutkörperchen zum Kalium das Uebergewicht, und die dadurch frei werdende Kohlensäure entweicht. Diese Auffassung stützt sich ganz besonders auf die Thatsache, dass Serum von Blut, welches man mit Kohlensäure geschüttelt hat, an Kalium reicher gefunden wird, als das Serum des ursprünglichen Blutes.

Im Lichte dieser Auffassung ist die schon länger bekannte Thatsache leicht verständlich, dass man nur aus dem Gesammtblute alle Kohlensäure durch einfaches Auspumpen abscheiden kann, nicht aus körperfreiem Serum. Es spielt ferner dabei der Sauerstoff des Oxyhämoglobins eine Rolle, denn das Austreiben der Kohlensäure gelingt um so besser, je sauerstoffreicher das Blut ist. Soll aus reinem Serum alle Kohlensäure ausgetrieben werden, so muss eine stärkere Säure zugesetzt werden.

In der Volumeinheit Serum ist stets etwas mehr Kohlensäure enthalten als in der Volumeinheit Gesammtblut. Doch ist der Unterschied keineswegs so gross, dass man die ganze Kohlensäure ausschliesslich dem Serum oder Plasma zuschreiben könnte. Ein grosser Theil der Kohlensäure des Blutes muss in den Körperchen enthalten sein.

Das arterielle Blut ist reicher an Sauerstoff, das venöse reicher an Kohlensäure. Das venöse Blut hat natürlich nicht in allen Gefäss-

provinzen und zu allen Zeiten ganz gleiche Zusammensetzung. In der folgenden kleinen Tabelle sind Zahlen zusammengestellt, welche sich auf Hundeblut beziehen und als Mittel aus mehreren Bestimmungen berechnet sind.

	N_2	O_2	CO_2
Arteriell . .	2,6	19,2	40
Venös . . .	2	11,9	45,3

Die Zahlen bedeuten, wie die entsprechenden oben, die Volumina der betreffenden Gase gemessen bei 0° und 760^{mm} Druck, welche aus 100 Volumeneinheiten der bezeichneten Blutart ins Vacuum entweichen.

Bekanntlich unterscheiden sich die beiden Blutarten sehr augenfällig durch ihre Farbe. Das einer Arterie des lebenden Körpers entnommene Blut sieht hell kirschroth aus, während das aus einer Vene fliessende eine dunkel braunrothe Farbe zeigt. Nachweislich ist dieser Farbenunterschied lediglich durch den verschiedenen Sauerstoffgehalt bedingt, doch kann er schwerlich allein dadurch erklärt werden, dass im venösen Blute ein Theil des Hämoglobingehaltes reducirt ist, während im arteriellen Blute das Hämoglobin in der Regel fast ganz als Oxyhämoglobin enthalten ist. Die beiden Hämoglobinmodificationen zeigen nämlich in klarer Lösung der beiden Blutarten keineswegs genau entsprechende Farbenunterschiede. Es scheint vielmehr, dass die Blutkörperchen im Ganzen durch Reduction ihres Hämoglobingehaltes andere optische Eigenschaften annehmen, vermöge deren sie weniger Licht zurückstrahlen, und dass aus diesem Grunde das venöse Blut so viel dunkler erscheint. Diese zu vermuthende Aenderung in der Beschaffenheit der Blutkörperchen kann aber nicht eine Gestaltsänderung sein, ähnlich der, welche sie bei Verdünnung des Blutes erleiden, denn wie wir (S. 239) sahen, macht Verdünnung zwar auch das Blut im auffallenden Lichte dunkler, dafür aber durchsichtiger, während das venöse Blut sowohl im auffallende Lichte dunkler, als auch weniger durchsichtig ist als das arterielle.

VII. Chemische Processe im Blute.

Mehrere der bereits besprochenen Thatsachen deuten darauf hin, dass im Blute fortwährend chemische Processe verlaufen. Bei ihnen wird namentlich der leicht gebundene Sauerstoff des Oxyhämoglobins in festere Verbindung übergeführt. Dem entsprechend sieht man in der That hellrothes Blut sich allmählich verdunkeln, indem nach Maassgabe der Ueberführung in festere Verbindungen das Oxyhämoglobin

reducirt wird. Es dauert jedoch selbst bei einer Temperatur von 40° immer mehrere Stunden, bis diese Verdunkelung, d. h. theilweise Reduction des Hämoglobins in einer dem Körper entnommenen Blutmenge eintritt. Ganz anders gestaltet sich die Sache beim circulirenden Blute. Dies wird in den wenigen Secunden, während es die Körpercapillaren durchströmt, aus hellrothem in dunkelrothes verändert, d. h. in wenigen Secunden wird ein namhafter Bruchtheil seines Hämoglobingehaltes reducirt, wie die soeben angeführten Unterschiede zwischen dem Sauerstoffgehalte des Arterien- und Venenblutes ausweisen. Man muss daher wohl daran denken, dass man es hier gar nicht mit chemischen Processen innerhalb des Blutes zu thun hat, dass vielmehr die durchströmten Gewebe den Sauerstoff aus dem Blute herausziehen, und dass er in ihnen erst in feste Verbindung übergeführt wird. Man kann aber auch noch eine andere Annahme machen, um den scheinbaren Widerspruch zu lösen. Beim Durchströmen der Capillaren könnten nämlich aus den Geweben leicht oxydirbare Stoffe ins Blut übertreten, die in demselben auf Kosten des Hämoglobinsauerstoffes sofort verbrennen. Dieser letztere wäre bei normaler Zufuhr durch Athmung immer in solchem Ueberschuss vorhanden zu denken, dass von jenen leicht verbrennlichen Stoffen selbst im venösen Blute keine nachweisbaren Spuren zurückbleiben. Man könnte dann in der That nicht erwarten, dass venöses Blut durch Schütteln mit Sauerstoff vollständig oxydirt, beim Stehen in der gehörigen Wärme sogleich wieder dunkel wird. Wenn es wieder dunkeln soll, dann müssen sich eben in ihm selbst erst allmählich reducirende d. h. leicht verbrennliche Stoffe bilden, da die Zufuhr von solchen aus den Geweben für Blut ausserhalb des Körpers fehlt. Die Bildung einer hinreichenden Menge solcher reducirenden Substanzen im Blute selbst erfordert nun aber offenbar längere Zeit.

Wenn diese Annahme über die Ursache der raschen Blutveränderung in den Körpercapillaren richtig ist, dann darf man allesfalls im Blute erstickter Thiere noch einen Vorrath jener leicht verbrennlichen reducirenden Stoffe erwarten, da dies nach Aufzehrung des vorhandenen Sauerstoffes noch die Gewebe passirt hat. Dies scheint in der That der Fall zu sein, wenigstens hat man bemerkt, dass Erstickungsblut, durch Schütteln mit Sauerstoff wieder hellroth gemacht, rasch dunkelt, und wenn man eine gemessene Menge Sauerstoffes von Erstickungsblut absorbiren lässt, so findet man beim Auspumpen nach kurz Zeit nicht mehr diese ganze Menge vor. Es muss also ein Theil derselben rasch zur Oxydation vorräthiger, leicht verbrennlichen Substanzen verwendet sein. Besonders im Erstickungs-

blute von thätigen Muskeln und von der Niere lassen derartige Versuche verhältnissmässig viel von jenen reducirenden Stoffen vermuthen, wenig dagegen im Blute der Leber. Was für Stoffe bei diesen Versuchen und in den Capillaren des Körpers den freien Sauerstoff des Oxyhämoglobins binden, hat man bis jetzt noch nicht ermitteln können.

Wenn auch vielleicht wirklich im normalen Lebensverlaufe ein Theil des locker gebundenen Oxyhämoglobinsauerstoffes auf die beschriebene Art im Blute selbst zu Oxydationen verwendet wird, so wandert doch ohne Zweifel der weitaus grösste Theil desselben in die Gewebe aus und verbindet sich erst in diesen — besonders im Muskelgewebe — mit andern Elementen.

2. Capitel. Lymphe.

Die Lymphe ist eine mit dem Blute in engster Beziehung stehende Flüssigkeit. Wie schon die Anatomie zeigt, ergiesst sich die Lymphe, sofern sie sich überhaupt bewegt, fortwährend durch den *ductus thoracicus* und *truncus lymphaticus dexter* in die grossen Körpervenen, da eine Bewegung in entgegengesetztem Sinne wegen der Klappen der Lymphgefässe unmöglich ist. Sowie hiernach einerseits jede Lymphmenge über kurz oder lang zu einem Blutbestandtheil werden muss, so muss dieselbe auch vorher einmal Blutbestandtheil gewesen sein, denn man kann sich keine stetige Zuflussquelle für die Lymphräume denken, wenn diese nicht im Blute gesucht wird. Da nun aus dem Blutgefässsystem keine offenen Wege in die Lymphräume führen, so ist sicher die Lymphe wesentlich diejenige Flüssigkeit, welche unter dem Einflusse des Druckes die dünnen Wände der feinen Blutgefässe durchsickert. Sie ist mit einem Worte ein Filtrat aus dem Blute. Sie wird demnach im Grossen und Ganzen nur Blutbestandtheile enthalten. Allerdings ist es denkbar, dass von diesen Bestandtheilen Manches an die Gewebselemente angesetzt und dafür Anderes aus ihnen aufgenommen wird.

Diese Auffassung wird durch die Untersuchung der Lymphe, nur bestätigt. In dem Filtrate können wir natürlich nicht alle Blutbestandtheile in demselben quantitativen Verhältnisse erwarten, wie sie im Blute vorkommen. Vor Allem ist klar, dass Blutkörperchen in der Lymphe in der Regel nicht vorkommen werden. Zwar sind die Wände der Capillaren nicht absolut undurchgängig für Blutkörperchen (siehe S. 242), aber solche Durchtritte finden unter den normalen Verhältnissen doch nur selten statt.

Dem entsprechend stellt denn nun auch der Inhalt der Lymphräume, wo noch reines Blutfiltrat zu erwarten ist, im Allgemeinen eine klare Flüssigkeit dar, in welcher nur sehr spärliche, Zellen schwimmen. Die Flüssigkeit selbst ist wasserreicher als das Blutplasma, und unter den gelösten Stoffen sind die mineralischen und sogenannten Extractivstoffe in etwa gleicher Menge vorhanden wie im Blutplasma, die eiweisartigen Stoffe dagegen in geringerer. Dies entspricht der bekannten Erfahrung, dass, wenn eine Lösung eiweissartiger Stoffe durch thierische Membranen filtrirt, das Filtrat ärmer an ihnen ist als die angewandte Lösung, dagegen hat das Filtrat von Salzlösungen in der Regel die gleiche Concentration Die Salze der Lymphe sind auch qualitativ dieselben wie die Salze des Blutes.

Es giebt nun allerdings manche Thatsachen, welche sich aus der Annahme, dass die Lymphe ein Filtrat aus dem Blute sei, nicht ohne weiteres erklären lassen, z. B. die, dass Erhöhung des Druckes in den Capillaren durch Verschluss der abführenden Venen nicht immer die Lymphfiltration merklich steigert, sondern meist nur dann, wenn auch die Nerven der betreffenden Gefässprovinz gelähmt sind. Ferner gehört hierher die erst ganz kürzlich gefundene Thatsache, dass sich das Blut ausserordentlich rasch mancher fremden eingespritzten Stoffe, z. B. des Zuckers, in die Lymphräume entledigt, so dass die Lymphe alsbald an diesen Stoffen reicher gefunden wird als das Blut selbst. Wenn man indessen bedenkt, wie ausserordentlich verwickelt die Bedingungen der Filtration in den Capillargebieten sind, wie veränderlich die mechanische Beschaffenheit dieser Gefässe unter nervösen Einflüssen sein mag, und wie die Zusammensetzung des Filtrates noch sehr verändert werden kann, bis es zum *ductus thoracicus* kommt, so erscheint die Erklärung auch dieser einzelnen Thatsachen, aus der im Grossen und Ganzen so wohl begründeten Filtrationshypothese keineswegs abgeschnitten, und wir brauchen keineswegs, wie es manche Physiologen der Gegenwart thun, auf eine mechanische Erklärung gänzlich zu verzichten, mit der Behauptung, dass die ganze Lymphausfuhr aus dem Blute die Wirkung von ganz unbekannten Kräften der Zellen der Capillargefässwand sei.

Ehe das Bluttransudat in die grösseren Lymphstämme gelangt, hat es die sogenannten „Lymphdrüsen“ zu durchsetzen. Hier sickert es, wie die Histiologie lehrt, durch Zellenklumpen — und zwar offenbar sehr langsam — hindurch. Dabei kann es sehr wohl beträchtliche Veränderungen seiner Beschaffenheit erleiden. Namentlich werden von den Zellen der Lymphdrüsen vielleicht viele abgeschwemmt und

mengen sich dem Lymphstrom bei. In ihnen hätte man dann, sofern sie alsbald ins Blut gelangen, junge farblose Blutkörperchen, und es wären die Lymphdrüsen neben der Milz als Brutstätten von solchen zu betrachten, welche für den Abgang durch Zerfall von farblosen Blutkörperchen Ersatz schaffen.

Unter den eiweissartigen Bestandtheilen der Lymphe, wie wir sie aus den grossen Stämmen des Lymphsystems gewinnen, ist einer dem Fibrin des Blutplasmas identisch. Er veranlasst in der aus dem Gefässe gelassenen Lymphe eine spontane Gerinnung. Sie tritt jedoch meist nicht so vollständig und schnell wie im Blute ein.

Ganz gleiche Zusammensetzung hat die Lymphe weder an allen Orten des Lymphsystems noch an demselben Orte zu allen Zeiten. Einerseits werden die verschiedenen Filtrationsbedingungen schon in verschiedenen Organen ein ursprünglich nicht ganz gleiches Bluttranssudat liefern. Dieses kann ferner durch die verschiedenen Zersetzungsproducte der Organe in verschiedener Weise modificirt werden. Den wichtigsten Einfluss auf die Zusammensetzung der Lymphe im *ductus thoracicus* übt die Beimengung der Darmlymphe, welche während der Verdauungsperiode jedesfalls viele Bestandtheile der Nahrungsmittel führt. Eines derselben, das Fett, macht sich sogar schon dem blossen Auge bemerklich. Wenn nämlich fettreiche Nahrung in den Darmkanal eingeführt ist, so ist der Inhalt der Darmlymphgefässe — der sogenannten „Chylusgefässe“ — und des *ductus thoracicus* von zahlreichen aufgeschwemmten Fettkügelchen milchweiss gefärbt.

Eine Idee, wie die Lymphe der grossen Stämme etwa einmal zusammengesetzt sein kann, geben die folgenden tabellarisch zusammengestellten Resultate einer Analyse.

1000 Theile Lymphe schieden sich in 44,83 Theile Coagulum und 955,17 Theile Serum.

	1000 Theile Serum enthielten	1000 Theile Coagulum enthielten
Wasser	958,61	907,32
Festen Rückstand . . .	42,39	92,68
	1000	1000
Fibrin	—	48,66
Albumin	32,02	34,36 (Albumin, Fette und Seifen, Andere organische Körper zusammen)
Fette und Seifen	1,23	
Andere organische Körper	1,78	
Salze	7,36	6,07
	42,39	89,09

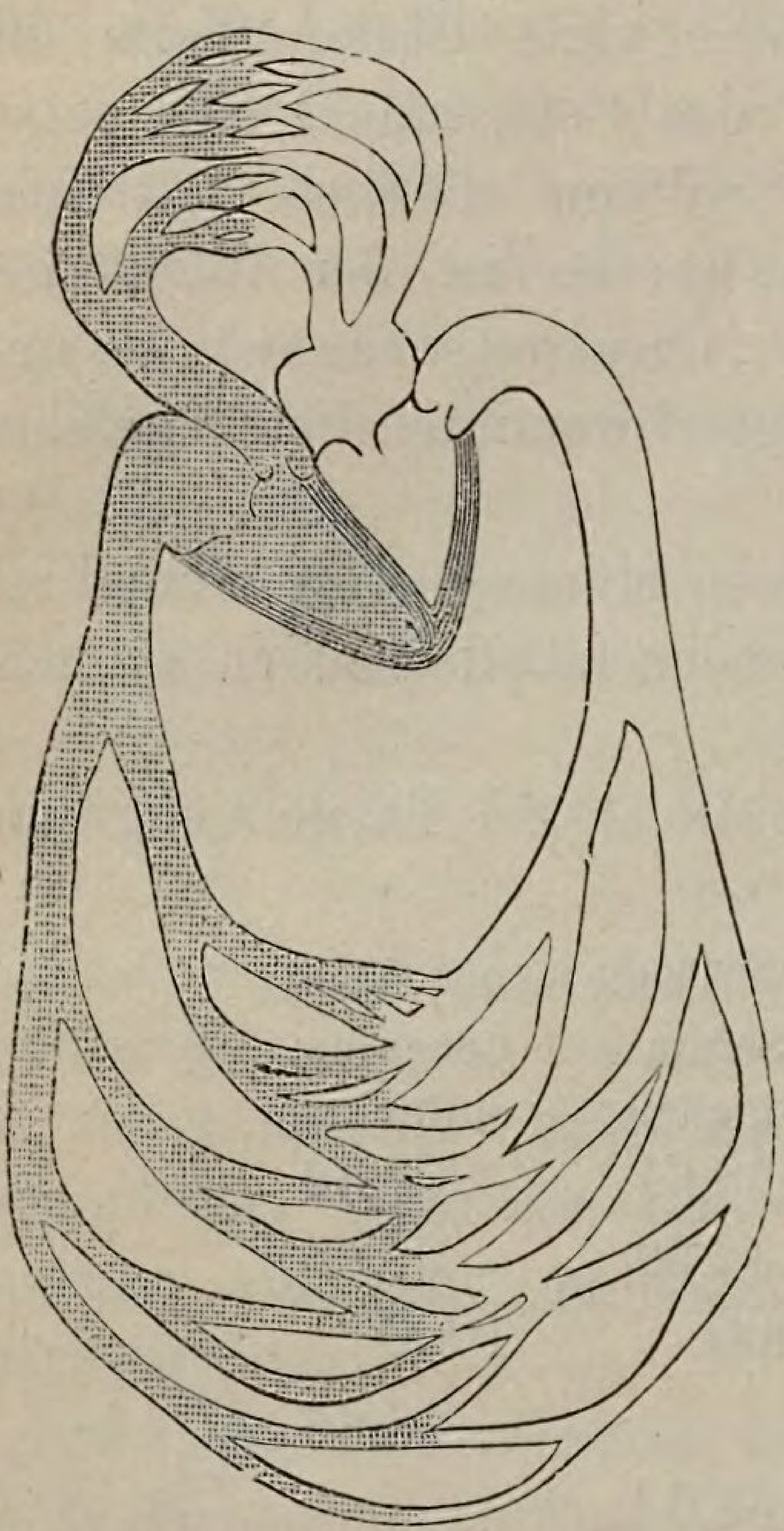
Von Gasen enthält die Lymphe Sauerstoff und Stickstoff nur in minimen Spuren, Kohlensäure in grossen Mengen (über 40 Volumprocente). Diese entweicht jedoch aus der Lymphe nicht so leicht als aus dem venösen Blute oder, wie man sich auszudrücken pflegt, die Kohlensäurespannung ist in der Lymphe kleiner als im venösen Blute. Dies hat seinen Grund darin, dass der Lymphe die rothen Blutkörperchen fehlen, in welchen wir oben (S. 250) eine Ursache kennen gelernt haben, welche das Entweichen der Kohlensäure begünstigt.

3. Capitel. Bewegung des Blutes.

I. Anatomische Einleitung.

Aus der Seite 238 definirten Bedeutung des Blutes im thierischen Haushalte leuchtet sofort die Nothwendigkeit seiner fortwährenden Bewegung ein. Sofern es nämlich einerseits die vorläufige Lagerstätte des neu aufgenommenen Ernährungsmaterials ist, muss offenbar dafür gesorgt sein, dass dieses an die Stellen gelangt, wo es gebraucht wird, d. h. in die functionirenden Organe. Sofern das Blut andererseits die Zersetzungsproducte verbrauchter Organbestandtheile aufnimmt, muss dafür gesorgt sein, dass dieselben schliesslich an die Stellen kommen, wo sie aus dem Körper ausgeschieden werden. Beiden Aufgaben genügt die Bewegung des Blutes.

Fig. 35.



Wie die Anatomie lehrt, ist das Blut enthalten in einem Kanalsystem, welches, abgesehen von den Einmündungsstellen der grossen Lymphstämme, vollständig geschlossen ist. Fig. 35 stellt ein Schema desselben dar.*) Um die Anordnungen dieses Systems zu überblicken, gehen wir vom linken Herzventrikel aus. Von hier führt zunächst ein einziger Kanal, die

*) Der Binnenraum des rechten Herzens und der damit zusammenhängenden Gefässe ist schattirt, der des linken mit Zubehör weiss gelassen.

„Aorta“ weiter. Derselbe giebt schon gleich an seinem Anfange zwei kleine Kanäle für das Herz selbst ab und verzweigt sich dann in seinem weiteren Verlaufe in immer zahlreichere Aeste. Diese Aeste, „Arterien“ genannt, verbreiten sich in allen Theilen des Körpers; jeder derselben zerfällt selbst wieder in kleinere und zahlreichere Zweige. Die letzten so entstehenden Zweige sind von mikroskopischer Feinheit, so dass höchstens ein Blutkörperchen in ihrer Lichtung Platz hat — die sogenannten Haargefässe oder Capillaren. Sie durchziehen in verschiedener Dichtheit und Anordnung die verschiedenen Organe. Geht man den Capillaren entlang weiter, so sammeln sich dieselben wieder zu allmählich immer grösser und seltener werdenden Stämmchen, den „Venen“, ganz der Verzweigung der Arterien in der umgekehrten Richtung entsprechend. Auch schliessen sich im Allgemeinen die grösseren Venenstämmchen den entsprechenden Arterien in ihrem Verlaufe an. Zuletzt sammeln sich die Venen in zwei grosse Hauptstämme, die *Cava superior* und *inferior*, welche sich in den rechten Herzvorhof ergiessen. Aus dem rechten Herzvorhof gelangen wir in den rechten Ventrikel, welcher, obgleich angrenzend, im erwachsenen Menschen keinerlei unmittelbare Communication mit dem linken Ventrikel hat. Aus dem rechten Ventrikel führt vielmehr nur ein Weg heraus, ein grosser Kanal „*arteria pulmonalis*“ genannt, der sich in zwei Aeste gespalten, zur rechten und linken Lunge begiebt, um sich hier in immer kleinere und zahlreichere Aeste zu verzweigen. Auch hier kommen wir schliesslich zu feinsten Capillaren, welche die lufthaltigen Lungenbläschen umspinnen. Bei weiterer Verfolgung ihres Zusammenhanges sieht man sie ähnlich wie die Körpercapillaren zu immer grösseren Stämmchen zusammentreten. Diese, die sogenannten „Lungenvenen“, sammeln sich schliesslich zu einigen grossen Kanälen, welche in den linken Herzvorhof einmünden; von da können wir direct in den linken Herzventrikel eintreten und sind zum Ausgangspunkte zurückgekommen, erkennen somit das Kanalsystem, in welchem sich das Blut bewegt, als ein ringförmig in sich zurücklaufendes. An einigen Stellen, nämlich in den Herzräumen und am Anfange der Aorta und Lungenarterie, ist die ganze Bahn auf einen Querschnitt zusammengedrängt, an anderen Stellen ist die Bahn verzweigt, am meisten im Bereiche der Capillaren.

Bei den Verzweigungen der Arterien gilt im Allgemeinen das Gesetz, dass die Summe der Querschnitte der beiden Zweige grösser ist als der Querschnitt des Stammes, der Querschnitt jedes Zweiges allein aber kleiner. Der Gesammtquerschnitt der ganzen Blutbahn wird also vom Aortenanfange bis zu den Capillaren hin immer weiter.

Umgekehrt nimmt dann wieder der Gesammtquerschnitt im venösen System ab, indem durch den Zusammenfluss je zweier Venen stets ein Stamm entsteht, dessen Querschnitt zwar grösser ist als der jeder Wurzel einzeln, aber kleiner als die Summe der Querschnitte beider Wurzelvenen. Analoges gilt bei der Verzweigung der Lungenarterie und der Wiedervereinigung der Lungenvenen.

Die Wände der Blutgefässe zeichnen sich vor Allem aus durch eine enorme Dehnbarkeit und sehr vollkommene Elasticität. Sie gleichen in dieser Beziehung etwa Kautschukröhren. Diese physikalische Beschaffenheit verdanken die Arterienwände ihrer histiologischen Zusammensetzung. Sie bestehen aus elastischem Gewebe mit zahlreichen glatten Muskelfasern, welche letzteren in ringförmiger Anordnung das Lumen des Gefässes umgeben. Vermöge der unter dem Einflusse des Nervensystems stehenden Contractilität dieser Fasern kann die Lichtung desselben Gefässes bei gleicher Spannung sehr verschiedene Grösse haben. Die Wände der mittelgrossen und kleineren Arterien sind fast ganz aus Muskelfasern gebildet. Ausserdem betheiligt sich das Bindegewebe am Aufbau der Gefässwand, namentlich ihrer äussersten Schichten. Die Wände der Venen sind bedeutend dünner als die der entsprechenden Arterien. Die innerste Schicht aller Gefässwände besteht aus einem einfachen Lager äusserst plattgedrückter Zellen, die mit zackigen Rändern genau aneinandergefügt sind. Bei den eigentlichen Capillaren ist dies die einzige Schicht der Gefässwand.

II. Beschreibung der Blutbewegung.

Die Bewegung des Blutes in dem soeben beschriebenen, ringförmig in sich zurückkehrenden Kanalsystem ist eine „kreisende“. Sie erfolgt in dem Sinne, in welchem wir vorhin das System durchlaufen haben, und hält sich im Allgemeinen stationär, d. h. in gleichen Zeiten strömen gleiche Blutmengen durch einen bestimmten Querschnitt des Systems. Irgend ein Bluttheilchen, welches wir zu irgend einer Zeit im linken Herzventrikel ins Auge fassen, geht von da in die Aorta, kommt in irgend einen ihrer Aeste, von da in einen feineren Arterienzweig, ferner in ein Capillargefäss, von da sodann in ein Venenwürzelchen, in einen grösseren Venenstamm, in die obere oder untere Hohlvene (je nachdem es in einen oberen oder unteren Ast der Aorta gegangen war), dann in den rechten Vorhof, von da in den rechten Ventrikel, von da in die Lungenarterie, in ein Capillargefäss der Lunge, in eine Lungenvenenwurzel, in einen Lungen-

venenstamm, den linken Vorhof, und endlich wieder in den linken Ventrikel zurück. Nun beginnt es von Neuem den Kreislauf, wobei es natürlich nicht wieder dasselbe Organ des Körpers zu durchsetzen braucht.

Dass dies wirklich der allgemeine Gang der Blutbewegung ist, lehrt die Anschauung des Laufes der Blutkörperchen überall, wo derselbe directer mikroskopischen Beobachtung zugänglich ist, z. B. an der Schwimmhaut und am Mesenterium des Frosches und an anderen durchsichtigen, Blutgefässe führenden Theilen von Wirbelthieren. Man sieht hier immer in den Capillaren das Blut von den Arterien zu den Venen strömen, was bei dem durchgängigen Zusammenhange und der ringförmigen Anordnung des ganzen Systems alles übrige oben Ausgesagte nothwendig folgern lässt.

Bei der directen Beobachtung der Blutbewegung in den feinsten Gefässen hat man noch folgende bemerkenswerthen Einzelheiten festgestellt. In ein und demselben Gefäss ist die Geschwindigkeit meist längere Zeit hindurch merklich constant. Sie ist am kleinsten in den eigentlichen Capillaren, und um so grösser, je grösser das Gefäss, sei es ein arterielles oder ein venöses. Dieser Satz lässt sich auch *a priori* aus der oben beschriebenen Gestalt des Gefässsystems folgern, ohne dass man an die treibenden Kräfte und Widerstände zu denken braucht. Es muss ja bei stationärem Strome durch ein Stämmchen in der Zeiteinheit dieselbe Blutmenge strömen wie durch seine sämmtlichen Zweige, und da die Summe der Querschnitte dieser letzteren grösser ist als der Querschnitt des Stämmchens, so muss das Blut im Stämmchen, d. h. im grösseren Gefässe, rascher strömen als in den Zweigen. In den Blutgefässchen, wo mehrere Blutkörperchen nebeneinander Platz haben, bemerkt man einen centralen Flüssigkeitsfaden, welcher rascher strömt und die rothen Blutkörperchen führt, umgeben von einer klaren Wandschicht. In dieser sieht man einzelne weisse Blutkörperchen langsam an der Wand hinrollen. Dass die Wandschicht langsamer gehen muss als der centrale Flüssigkeitsfaden, ist zwar leicht verständlich wegen der Reibung, warum aber die rothen Blutkörperchen alle in der Mitte schwimmen, ist mechanisch noch nicht erklärt.

Dieser constante Flüssigkeitsstrom durch die Capillaren von den Arterien zu den Venen kann natürlich nicht von selbst immer weiter gehen, etwa durch einmaligen Anstoss in Gang gesetzt. Ein solcher würde bald durch den Widerstand der Reibung zur Ruhe gebracht. Soll er beständig im Gange bleiben, so muss fortwährend eine treibende Kraft wirken, die den Flüssigkeitstheilchen immer so viel

Geschwindigkeit wieder beibringt, als sie durch die Reibung verlieren. Die treibende Kraft für die Flüssigkeiten ist im Allgemeinen der „Druck", und zwar wird bekanntlich jedes flüssige Theilchen getrieben von da, wo der Druck höher ist, dahin, wo der Druck niedriger ist. Hiernach muss, so lange der normale Blutstrom durch die Capillaren im Gange bleiben soll, stets der Druck in den Arterien höher sein als in den Venen.

Das soeben ausgesprochene Grundgesetz ist leicht durch den Versuch zu beweisen. Den in einer eingeschlossenen Flüssigkeitsmasse herrschenden Druck bringt man am bequemsten zur Anschauung, wenn man in eine Oeffnung der umschliessenden Wand ein Rohr dicht einfügt, dessen Lichtung mit dem Innern communicirt; dem Rohr giebt man eine anfangs wagrechte, dann abwärts und endlich aufwärts gebogene Gestalt, füllt die nach unten convexe Umbiegung mit Quecksilber und lässt den schliesslich aufsteigenden Schenkel oben offen. Uebertrifft nun der Druck der Flüssigkeit den Atmosphärendruck auf die im offenen Schenkel befindliche Quecksilberoberfläche, so wird das Quecksilber daselbst in die Höhe steigen. Der Ueberschuss des Flüssigkeitsdruckes über den Atmosphärendruck wird alsdann gemessen durch die Niveaudifferenz des Quecksilbers in den beiden Schenkeln des U-förmigen Rohrtheiles, von kleinen zuweilen nöthigen Correctionen abgesehen. Eine solche Vorrichtung wird bekanntlich ein „Quecksilbermanometer" genannt. Durch gewisse Kunstgriffe ist es nun leicht, ein solches Manometer mit dem Innern einer Arterie und ein anderes mit dem Innern der entsprechenden Vene zu verbinden. Dabei füllt man das wagrechte Verbindungsstück und den Anfang des absteigenden Schenkels bis zur Quecksilberoberfläche mit einer Flüssigkeit, die, wenn sie sich an der Grenze mit dem Blute mischt, einigermassen die Gerinnung verhütet oder verzögert. Gewöhnlich nimmt man zu diesem Versuche Lösung von kohlensaurem Natron. Führt man den beschriebenen Versuch wirklich aus, so findet man in der That in der Arterie einen bedeutend höheren Druck als in der Vene. Wenn in den nachfolgenden Entwickelungen von Blutdruck schlechthin die Rede ist, so soll immer der Ueberschuss über den Atmosphärendruck gemeint sein.

Nach dem geltend gemachten hydrodynamischen Grundsatz muss nicht nur im Allgemeinen in den Arterien der Druck höher sein als in den Venen, sondern er muss auch in den Arterienstämmen höher sein als in ihren Zweigen, und am höchsten in der Aorta, denn das Blut strömt ja von dieser in die grösseren Stämme, von da in die Aeste und Zweige etc. Andererseits muss der Druck in

den Venenwürzelchen höher sein als in den Stämmchen und da wieder höher als in den grösseren Stämmen, am niedrigsten muss er schliesslich in den grossen Hohlvenen sein. Diese Sätze werden durchgängig durch manometrische Versuche bestätigt, soweit für solche überhaupt verschiedene Stellen des Gefässsystems zugänglich sind. Man bemerkt dabei aber noch folgende Einzelheiten. In einer Vene ist der Blutdruck fast vollkommen constant, abgesehen von meist ganz unbedeutenden Schwankungen, welche der Athmung parallel gehen. Ebenso ist der Druck annähernd constant in den kleinen Arterien. Grössere periodische Schwankungen, welche später noch ausführlich zu behandeln sind, erleidet der Druck in den grossen Arterien. Hier kann man dann aber einen Mittelwerth angeben, um welchen herum die Schwankungen stattfinden und welcher als treibende Kraft gelten kann. In den verschiedenen Gegenden des arteriellen Systems zeigt sich der mittlere Druck nicht sehr verschieden. Er ist in den kleinsten, einem Manometer noch zugänglichen arteriellen Gefässen wohl kaum um $^1/_{10}$ niedriger als der mittlere Druck in der Aorta. Diese Thatsache beweist einfach, dass die Flüssigkeit beim Durchströmen der arteriellen Blutbahnen keinen sehr grossen Widerstand erleidet und deshalb durch dieselben schon von einer sehr mässigen Druckdifferenz mit der erforderlichen Geschwindigkeit getrieben werden kann. Dies ist auch leicht begreiflich, wenn man bedenkt, dass die arterielle Strombahn bei ihrer Verzweigung im Ganzen immer weiter und weiter wird, was der Bewegung förderlich sein muss.

Misst man den mittleren Druck in den Arterien bei demselben Thiere zu verschiedenen Zeiten, so kann man sehr verschiedene Werthe finden, ohne dass eine Abweichung von der Norm anzunehmen wäre. Er kann manchmal unter Einflüssen, die später zu untersuchen sind, im Laufe von einer Minute bedeutende Aenderungen erleiden. Die Werthe des arteriellen Druckes grosser und kleiner Säugethiere unterscheiden sich durchaus nicht etwa der Körpergrösse entsprechend. Ein normaler Durchschnittswerth kann nach dem Gesagten für den Blutdruck in den Arterien nicht gegeben werden. Man kann etwa sagen, dass bei allen Säugethieren und wahrscheinlich also auch beim Menschen der Werth des Ueberschusses des mittleren arteriellen Blutdruckes über den Atmosphärendruck schwankt zwischen den Grenzen von 100 und 200 Millimeter Quecksilber, von aussergewöhnlich hohen und aussergewöhnlich niedrigen Ausnahmefällen abgesehen.

Der Druck in den eigentlichen Capillaren ist wahrscheinlich zu jeder Zeit dem arteriellen Blutdruck annähernd gleich, doch kann,

da er directer Beobachtung unzugänglich ist, nichts ganz Positives darüber ausgesagt werden.

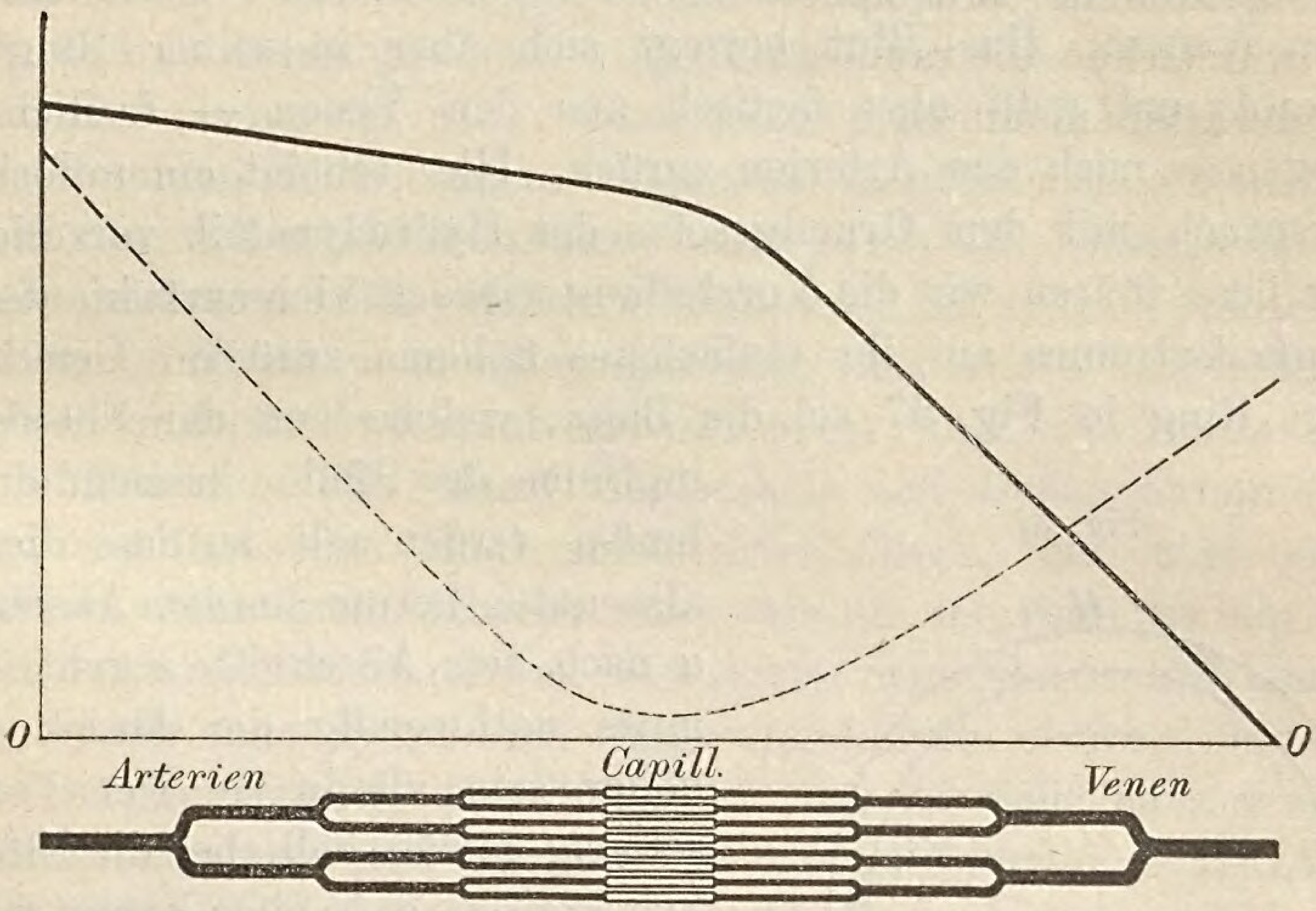
Wie der Strom in den Arterien zu den Capillaren durch die beständige Erweiterung des Gesammtstrombettes gefördert wird und daher nur geringe treibende Kräfte erheischt, so wird umgekehrt der Strom von den Capillaren zu den grossen Venen wesentlich erschwert durch die fortwährende Verengerung des Gesammtstrombettes. Wir dürfen daher annehmen, dass gerade hier, in den venösen Capillaren und kleinen Venen, der grösste Theil der treibenden Kräfte zur Verwendung kommt. Mit anderen Worten, wir dürfen in den kleinen Venenwürzelchen die rapideste Druckabnahme, das stärkste „Gefälle“ stromabwärts annehmen. Auch noch in den grösseren Venen muss der Widerstand sehr merklich sein, da auch hier immer noch das Gesammtstrombett bei jedem Zusammenflusse zweier Zweige verengert wird. Dem entsprechend hat man wirklich im Venensystem viel bedeutendere Druckdifferenzen wahrgenommen als im arteriellen. Schon längst ist z. B. bekannt, dass in den oberflächlichen Venen des Vorderarmes beim Menschen der Druck noch so hoch über dem Atmosphärendruck steht, dass aus einer Oeffnung das Blut im Strome hervorquillt. Dagegen ist in den grossen Hauptstämmen des venösen Systems in der Halsgegend der Druck schon so niedrig, dass er vom Atmosphärendruck oft übertroffen wird; daher kommt aus der Oeffnung eines solchen Venenstammes meist gar kein Blut, sondern es dringt Luft in dieselbe ein — ein Umstand, welcher, beiläufig gesagt, Verwundungen dieser Venen überaus gefährlich macht. Bei Thieren hat man Druckwerthe in Venen auch direct manometrisch bestimmt und den vorstehenden Erörterungen entsprechend namhafte Differenzen gefunden. So fand sich bei einem Schaf der Druck in der *vena brachialis* 4,1 ^{mm} Quecksilber und in einem Zweig derselben 9 ^{mm}, in der *vena cruralis* 11,4 ^{mm} über dem Atmosphärendruck, in der *vena anonyma sinistra* ein klein wenig unter dem Atmosphärendruck. In dem Arteriensystem ist zwischen Aortendruck und dem Druck in der Cruralis kaum ein nennenswerther Unterschied.

Dass in einem wie das Blutgefässsystem verzweigten Röhrensysteme, bei stationärem Flüssigkeitsstrome, in dem der arteriellen Seite entsprechenden Theile bis zum maximalen Gesammtquerschnitte (Capillaren), das Gefälle klein, in dem Theile, wo der Gesammtquerschnitt abnimmt, das Gefälle gross ist, lässt sich an einem künstlichen Röhrenschema sehr anschaulich zeigen.

Die wesentlichen Ergebnisse der vorstehenden Betrachtungen sind in Fig. 36 graphisch veranschaulicht. Der untere Theil der Figur stellt das Schema eines in der Weise des Blutgefässsystemes

verzweigtes Röhrensystem dar, der obere Theil den Gang der Druck- und Geschwindigkeitsänderung längs dieses Systemes. Die ausgezogene Curve ist die Druckcurve, die punktirte ist die Geschwindigkeitscurve, bezogen auf den Ort im Gefässsystem als Abscisse. Man sieht wie der Druck vom Aortenanfang bis zum Ende der Hohlvenen ununterbrochen herabsinkt, anfangs — bis zu den Capillären — sehr langsam, dann in den Venen rascher, um am Ende der Hohlvenen den Werth Null (resp. einen negativen Werth) zu erreichen.

Fig. 36.



Die Geschwindigkeit (die Ordinate der punktirten Curve) sinkt von ihrem grössten Werthe im Aortenanfange — durchschnittlich wohl etwa 150^{mm} in der Secunde*) herab bis zu den Capillaren, wo sie etwa $0,5^{mm}$ per Secunde beträgt. Die Annahme dieser beispielsweise gewählten Geschwindigkeitswerthe würde voraussetzen, dass der Gesammtquerschnitt des Capillarsystemes etwa 300 mal grösser ist als der Querschnitt der Aorta, welcher normalerweise ungefähr $= 6_{cm}{}^2$ ist. Im Venensysteme nimmt die Geschwindigkeit wieder zu. Es steigt dem entsprechend die punktirte Curve hinter ihrem Minimum in den Capillaren wieder an, jedoch nicht so hoch wie im arteriellen Systeme, weil im allgemeinen der Querschnitt der Arterien kleiner ist als der der entsprechenden Venen.

Aehnlich wie die Arterien zu den Venen verhalten sich die Lungenarterien zu den Lungenvenen. In den grossen Lungenvenen

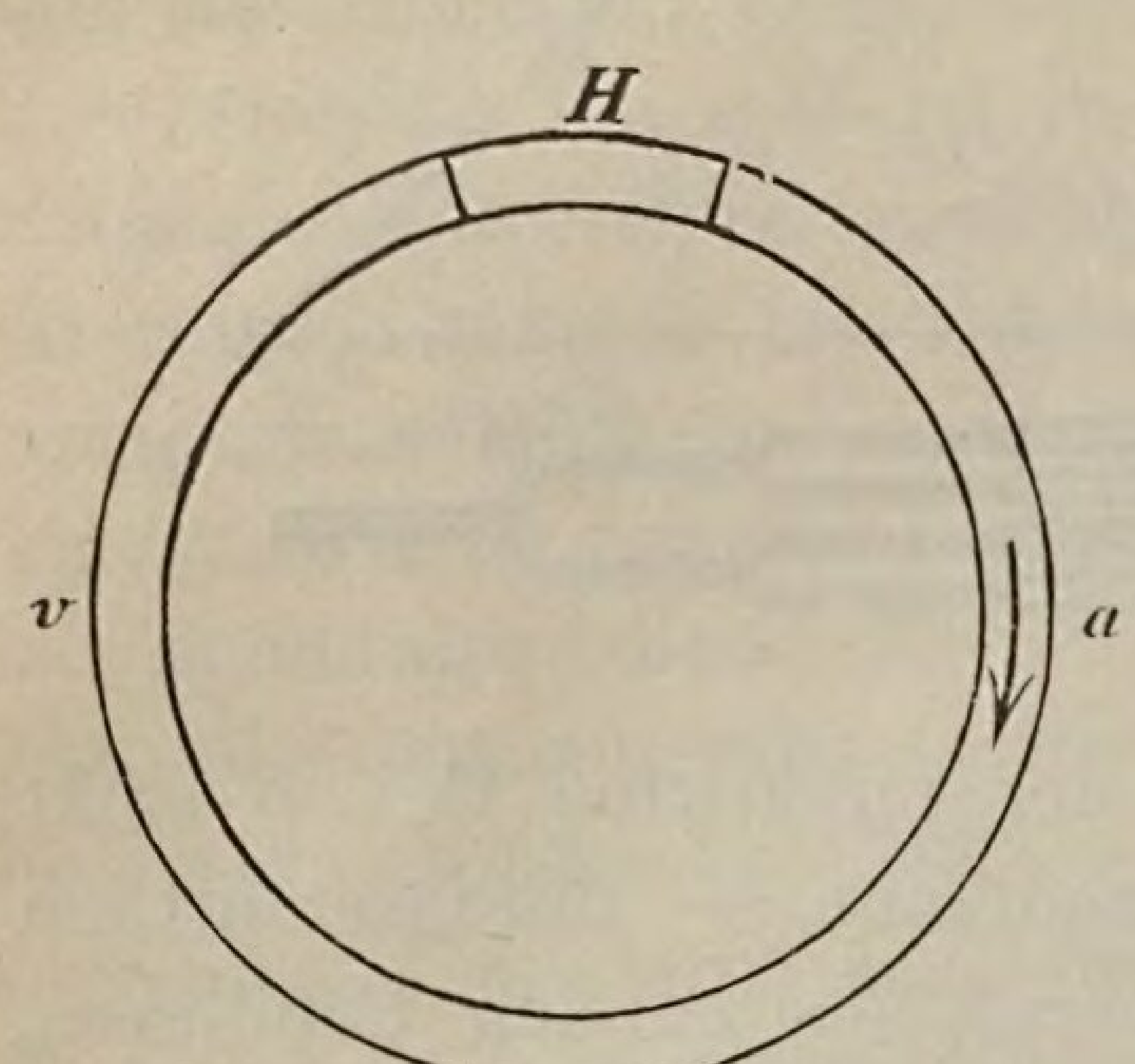
*) Die meisten Autoren schätzen die durchschnittliche Geschwindigkeit des Blutes in der Aorta viel grösser.

wird wohl der Druck auch an numerischem Werthe dem in den grossen Körpervenen gleichen. In den grossen Lungenarterienstämmen ist der mittlere Werth des schwankenden Druckes nur etwa 40 bis 60 ^{mm} Quecksilber, also bedeutend niedriger als in der Aorta.

III. Theorie eines Kreislaufes im Allgemeinen.

Die experimentell festgestellte Druckabnahme von den Arterien nach den kleinen Venen und von da nach den grossen Venenstämmen erklärt vollkommen den beständigen Strom des Blutes von den Arterien zu den Venen. Das Blut bewegt sich aber in seiner Ringbahn kreisend und geht also factisch aus den Venen — freilich auf Umwegen — nach den Arterien zurück. Hier scheint ein unlösbarer Widerspruch mit dem Grundgesetze der Hydrodynamik vorzuliegen. In der That führen wir die Vorstellung eines in sich zurücklaufenden Flüssigkeitsstromes auf ihr einfachstes Schema zurück. Der kreisförmige Ring in Fig. 37 sei die Bahn, welche von der Flüssigkeit im Sinne des Pfeiles kreisend durchlaufen werden soll, so dass dieselbe also unten herum aus dem Abschnitte *a* nach dem Abschnitte *v* geht, dann muss nothwendig der Druck in *a* höher sein als in *v*. Der Voraussetzung gemäss soll aber die Flüssigkeit kreisen, d. h. oben herum wieder aus *v* nach *a* gehen. Dies würde nothwendig erfordern, dass der Druck in *v* höher wäre als in *a*, denn Flüssigkeit geht eben einmal nicht anders als vom höheren zum niederen Drucke. Oder mit anderen Worten: Gehen wir von einem beliebigen Punkte *x* aus in der Richtung des Pfeiles — stromabwärts — so müssen wir zu Punkten immer niedrigeres Druckes kommen und beim Weitergehen stromaufwärts zu Punkten immer höheres Druckes. Da aber in einer Ringbahn der Weg aufwärts und der Weg abwärts nothwendig einmal zu demselben Punkte führen muss, so muss es einen Punkt geben, wo das hydrodynamische Gesetz einen niedrigeren Druck fordert als in *x*, weil der Punkt stromabwärts von *x* liegt, aber auch einen höheren als in *x*, weil der Punkt auch stromaufwärts von *x* liegt. Der Widerspruch ist also in Wirklichkeit da, indessen, wie man leicht sehen wird, nur dann, wenn man verlangt, dass der Strom in allen Theilen des Ringes

Fig. 37.



stetig mit constanter Geschwindigkeit gehen soll, in welchem Falle auch überall der Druck unveränderlich sein müsste; ein solcher überall constanter Ringstrom ist auch absolut nicht herzustellen. Geben wir diese Forderung auf, dann lässt sich der Widerspruch heben. Wir können uns nämlich irgendwo in dem Ringe, z. B. bei H, eine Stelle denken, wo der Druck vermöge der Einwirkung äusserer Kräfte wechseln kann. Hier kann dann in der That der Druck zu gewissen Zeiten niedriger sein als bei x und zu andern Zeiten höher als in x. Stellen wir uns dies noch genauer vor. Es sei der ersten Voraussetzung gemäss bei a der Druck stets höher als bei v, und in einem gewissen Augenblick sei der Druck in H (Fig. 37) noch niedriger als in v, dann kann jetzt die Flüssigkeit von v nach H strömen. In einem folgenden Augenblicke sei in H der Druck noch höher als in a, dann kann jetzt die Flüssigkeit von H nach a strömen. Der Röhrenabschnitt H mit wechselndem Drucke kann also zu einer gewissen Zeit aus v schöpfen und zu einer andern Zeit nach a entleeren und somit den Kreislauf ergänzen. Die blosse Möglichkeit, bei H den Druck zu verändern, genügt aber doch noch nicht allein. Es muss offenbar ausserdem noch dafür gesorgt sein, dass zu der Zeit, wo der Druck bei H seinen tiefen Stand hat, Flüssigkeit nur von v und keine von a her einströmen kann, und dass umgekehrt, während bei H der hohe Druck herrscht, die Flüssigkeit von H nicht nach v zurückweichen kann, sondern nur nach a hin. Derartige Einrichtungen, welche selbstthätig wirken, besitzt die Technik bekanntlich in sogenannten „Klappen“ oder „Ventilen“. Der gedachte Röhrenabschnitt H mit variablem Drucke muss also an beiden Grenzen mit Klappen versehen sein; die an der Grenze nach v muss sich schliessen, wenn in H der Druck höher als in v steht, und die Klappe an der Grenze nach a muss sich schliessen, wenn der Druck in a höher als in H ist.

Eine Einrichtung wie die soeben beschriebene macht, wie gezeigt wurde, einen Flüssigkeitskreislauf möglich, aber in ihm ist die Stromstärke nicht überall constant. In manchen Theilen der Bahn, z. B. unten zwischen a und v, kann sie zwar unter Umständen merklich constant sein, aber im besonders eingerichteten Abschnitt H und in seiner Nachbarschaft ist der Strom nothwendig von variabler Geschwindigkeit. Dicht an den Klappen ist namentlich die Stromstärke allemal Null, so lange die Klappe geschlossen ist, und aus H wird die Flüssigkeit nach a nur stossweise übergetrieben.

IV. Anwendung der allgemeinen Grundsätze auf den Blutkreislauf.

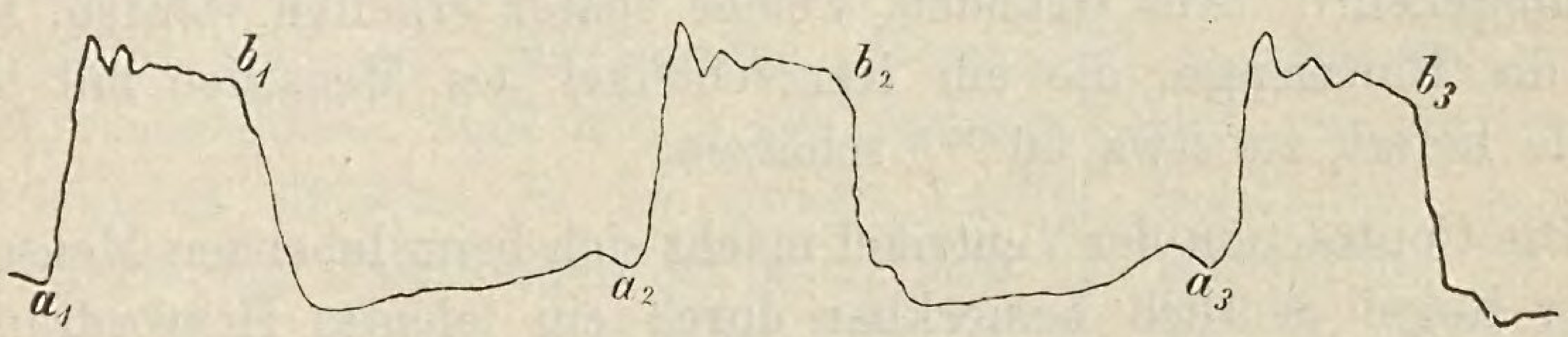
Selbstverständlich kann ein Flüssigkeitskreislauf auch bestehen, wenn in seiner ringförmigen Bahn mehrere solche Stellen wie die eben beschriebene — wir können sie Pumpwerke nennen — vorhanden sind. Der Blutkreislauf der beiden höchsten Wirbelthierclassen ist in der That durch zwei Pumpwerke hergestellt; nämlich durch den rechten und den linken Herzventrikel. Diese beiden Abschnitte der Ringbahn genügen allen den Anforderungen, welche für eine solche Stelle wie *H* im obigen Schema *a priori* gefolgert wurden. Erstens ist jede Herzkammer beiderseits abgegrenzt durch Klappen, deren Einrichtung aus der Anatomie bekannt ist. (Sie sind in dem Schema Fig. 37 an gehöriger Stelle angedeutet.) Die Atrioventricularklappe des rechten Herzens lässt nur Blut aus dem rechten Vorhof, also mittelbar aus den grossen Körpervenen, in den Ventrikel eintreten, und die Klappe an der Wurzel der Lungenarterie lässt nur Blut aus dem Ventrikel nach dieser Arterie strömen, keines von der Arterie zurück zum Ventrikel. Ebenso gestattet die Atrioventricularklappe des linken Herzens die Anfüllung des Ventrikels nur von Seite der Lungenvenen und seine Entleerung nur nach der Aorta.

Zweitens macht der muskulöse Bau der Herzkammerwände die periodische Aenderung des Druckes in der erforderlichen Weise möglich. Die Muskelfaser ist, wie in einem anderen Abschnitte (S. 11 u. fgd.) gezeigt wurde, ein Gebilde, welches durch innere Veränderungen plötzlich seine natürliche Länge ändern und welches also plötzlich einen mitunter sehr hohen Spannungsgrad annehmen kann, wenn die ursprüngliche Länge während der „Erregung“ durch äussere Umstände erhalten bleibt. Der Herzventrikel ist von Muskelfasern in verschiedenen Richtungen ringförmig umgeben. Die Muskelfasern des rechten und linken Ventrikels hängen untereinander zusammen, ebenso die Muskelfasern des rechten und linken Vorhofes, nicht aber die Fasern der Vorhöfe mit denen der Ventrikel. Denken wir uns die Fasern des rechten Ventrikels im erschlafften Zustande, dann wird der Binnenraum desselben von den Venen her trotz des ausserordentlich geringen daselbst herrschenden Druckes leicht gefüllt werden können, während wegen der Klappen aus der Lungenarterie trotz des in ihr beständig hohen Druckes kein Tropfen Blutes in den Ventrikel eindringen kann. Nun gerathen die Fasern der Kammerwand in den Erregungszustand. Ihre Länge ist im ersten Augenblick, da alle Ringe durch das eingeschlossene Blutvolum ausgedehnt erhalten

werden, noch die alte, mithin beträchtlich grösser als die natürliche Länge der erregten Fasern. Es wird sich also in ihnen eine beträchtliche Spannung entwickeln, vermöge deren sie auf das eingeschlossene Blut einen vorher gar nicht vorhanden gewesenen Druck ausüben. Sofort schliesst sich durch diesen Druck selbst die Atrioventricularklappe, und da er factisch den hohen Druck der Lungenarterie erreicht und übertrifft, so öffnen sich die Semilunarklappen und es wird, während sich die Muskelfasern verkürzen und den eingeschlossenen Raum dadurch verkleinern, Blut aus der Kammer in die Lungenarterie eingepresst. Blieben die Muskelfasern der Kammer jetzt im contrahirten Zustande, so könnte sich die Kammer nicht wieder von den Venen her füllen; nun aber verlängern sich die Fasern wieder und das beschriebene Spiel beginnt von Neuem. Ganz ähnlich geht es in der linken Herzkammer zu, welche aus den Lungenvenen, wo der Druck beständig sehr niedrig ist, Blut im erschlafften Zustande schöpft und es dann im erregten Zustande in die Aorta treibt, wo der Druck immer hoch ist.

Durch besondere Kunstgriffe kann man bei grossen Thieren die beiden Herzkammern manometrischen Vorrichtungen zugänglich machen. In den rechten Ventrikel kann man sie von den grossen Halsvenen einbringen, in den linken von der *arteria carotis* aus. Wenn man dann die Höhe des Manometerstandes an einer gleichmässig vorübergeführten Fläche sich selbst registriren lässt, so erhält man eine graphische Darstellung der Druckschwankungen im Ventrikel. Es sei beiläufig bemerkt, dass den rapiden Druckschwankungen in den Herzventrikeln das träge Quecksilbermanometer natürlich nicht mit Treue folgen kann. Man hat daher zu diesen graphischen Darstellungen andere manometrische Vorrichtungen verwendet, in

Fig. 38.



Druckcurve im rechten Ventrikel eines Pferdes.

welchen nicht die Schwere einer Flüssigkeitssäule, sondern die Elasticität einer Feder als Gegenkraft gegen den Blutdruck wirkt. Die Druckcurve im rechten Ventrikel des Pferdes sieht etwa aus wie Fig. 38. Diese Curve zeigt im Allgemeinen, was man nach den vorstehenden Erörterungen erwarten konnte. Im Augenblicke, wo die

Contraction beginnt (bei a_1, a_2, a_3), steigt der Druck sehr plötzlich hoch auf und bleibt auf nahezu derselben Höhe, so lange die Contraction dauert; dann sinkt der Druck ebenso plötzlich auf seinen tiefsten Werth herab in dem Augenblicke, wo die Kammerwand wieder erschlafft (siehe b_1, b_2, b_3). Hierauf steigt der Druck ein klein wenig, offenbar entsprechend der Anfüllung des erschlafften Ventrikels, bis zum Augenblicke, wo die neue Contraction beginnt. Ganz ähnlich sieht eine Curve aus, welche die Druckschwankungen im linken Ventrikel (siehe Fig. 40 auf S. 271) darstellt. In dem kleinen Zäckchen auf der Höhe der Curve Fig. 38, sehen neuere Autoren den Beweis dafür, dass die Zusammenziehung des Herzventrikels nicht, wie man früher anzunehmen pflegte, eine Einzelzuckung ist, sondern sich aus mehreren Zuckungen tetanusartig zusammensetzt.

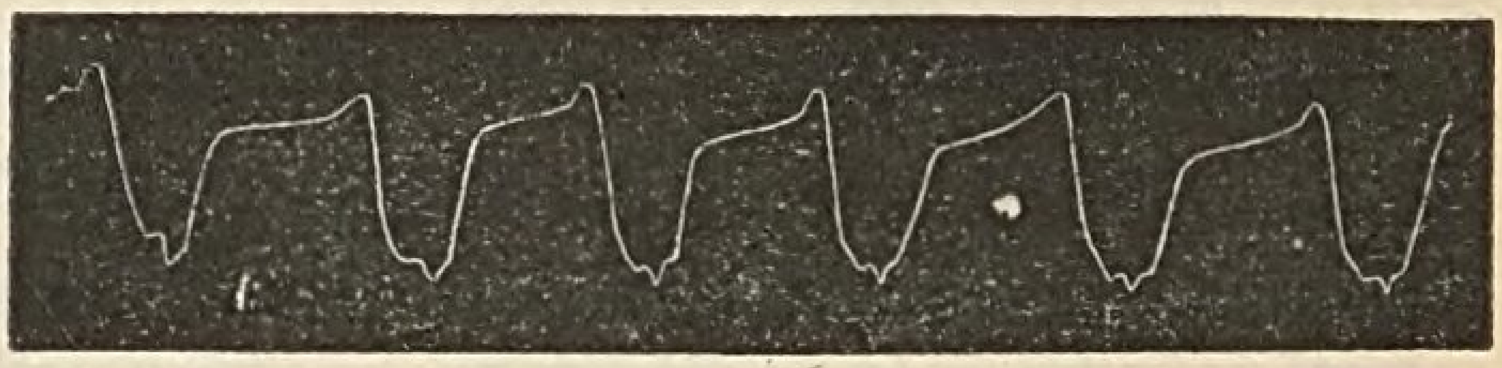
Die niedrigsten Werthe, welche der Druck bei der Erschlaffung annimmt, sind für beide Ventrikel wohl etwa gleich und halten sich wie in den grossen Venenstämmen um einige Millimeter Quecksilber unter dem Atmosphärendruck. Der höchste Druckwerth im linken Ventrikel muss ungefähr dem arteriellen Blutdrucke entsprechen und beträgt, wie auch wirkliche Beobachtungen gelehrt haben, zwischen 100 und 200^{mm} Quecksilber über den Atmosphärendruck. Im rechten Ventrikel sind die Druckmaxima viel niedriger, allerhöchstens etwa 60^{mm} über dem Atmosphärendruck.

Vermöge der anatomischen Anordnungen der Muskelfasern und der nervösen Einrichtungen ziehen sich beide Kammern stets gleichzeitig zusammen. Hieraus folgt sofort nothwendig, dass der rechte Ventrikel mit jeder Zusammenziehung oder „Systole" ebensoviel Blut in die Lungenarterie presst als der linke in die Aorta; denn wenn z. B. der linke mit jedem Schlage mehr auspresste als der rechte, so würde alsbald alles Blut im Aortensystem angehäuft sein und umgekehrt. Aus Gründen, welche später erhellen werden, kann man die Blutmenge, die ein Herzventrikel des Menschen mit jeder Systole liefert, zu etwa 66$^{cm^3}$ schätzen.

Die Contraction der Ventrikel macht sich beim lebenden Menschen in der Regel deutlich bemerkbar durch ein leichtes Hervordrängen der Brustwand zwischen der fünften und sechsten Rippe, etwa drei Finger breit links vom Brustbein, wo die Herzspitze an der Brustwand anliegt. Diese Erscheinung, „Herzstoss" oder Spitzenstoss genannt, rührt wahrscheinlich daher, dass das Herz beim Hochdruck in seinem Innern in bestimmter Form hart wird und dadurch die Weichtheile eines Intercostalraumes vordrängt, welche durch den äusseren Luftdruck in das schlaffe weiche Herz ein wenig eingedrückt

waren. Setzt man auf die Stelle des Herzstosses einen kleinen Trichter luftdicht auf und verbindet seinen Innenraum durch einen Schlauch mit einer kleinen Trommel, über welche eine dünne Kautschuckmembran gespannt ist, so muss diese die Bewegungen des Brustwandtheiles offenbar genau nachmachen. Diese Bewegungen kann man dann durch ein aufgesetztes leichtes Hebelchen vergrössern, und indem man das Ende des langen Hebelarmes an eine vorübergeführte Fläche zeichnen lässt, erhält man eine graphische Darstellung des Herzstosses, daher man auch die Vorrichtung als „Kardiograph" bezeichnet hat. Eine so gezeichnete Herzstosscurve des Menschen (Fig. 39) gleicht in ihrer Form auffallend der Druckcurve im Herzventrikel des Pferdes, wie eine Vergleichung mit Fig. 38 sofort sehen lässt.

Fig. 39.



Herzstosscurve des Menschen.

Ferner verräth sich die Systole am unverletzten Thier und Menschen durch einen Ton, der in der ganzen Herzgegend vom aufgelegten Ohre deutlich gehört wird. Die Entstehung dieses sogenannten „ersten Herztones", dessen Modificationen für die Pathologie grosse Wichtigkeit haben, ist noch immer nicht streng mechanisch erklärt. Manche Autoren halten ihn für einen Muskelton, andere behaupten, dass er von der plötzlichen Anspannung der Atrioventricularklappen herrühre. Bei der Erschlaffung der Herzkammern, bei der sogenannten Diastole, wird gleichfalls ein Ton gehört, von kürzerer Dauer und höher in der Scala liegend, welcher sehr wahrscheinlich durch die plötzliche Anspannung der Semilunarklappen bedingt ist.

Im Herzen liegen bekanntlich vor den Kammern noch grosse Hohlräume, deren Wände gleichfalls mit quergestreiften Muskelfasern ausgerüstet sind, die sogenannten „Vorhöfe", so dass die grossen Körpervenenstämme zunächst in den rechten Vorhof und die Lungenvenenstämme zunächst in den linken Vorhof einmünden. Aus den vorhergehenden Ableitungen ist klar, dass die Ausrüstung der Vorhöfe mit Muskeln kein absolutes Erforderniss für den Blutkreislauf ist, gleichwohl haben sie eine wichtige Bedeutung. Wenn die Venenstämme direct in die Kammer einmündeten, dann würde offenbar bei der Systole der Kammer und dem dadurch bewirkten Klappenschluss eine plötzliche Stauung in den Venenstämmen erfolgen und bei der Wiedererschlaffung würde das aufgestaute Blut plötzlich aus den Venenstämmen in den Ventrikel hineinstürzen. Es würden auf diese Art beträchtliche Durchschwankungen in das venöse System

hinein sich fortpflanzen. Diese zu beseitigen, ist die Aufgabe der Contractilität der Vorhöfe. In dem Augenblicke nämlich, wo sich die Atrioventricularklappen schliessen, erschlaffen die Muskeln des Vorhofes und der Druck auf das darin enthaltene Blut kann daher derselbe bleiben, obgleich die Vorhöfe durch das nachströmende Blut aus den Venen beträchtlich ausgedehnt werden. Hernach, wenn sich die Atrioventricularklappen öffnen, ziehen sich die Vorhofswände activ zusammen und drücken also nachrückend auf das Blut der Vorhöfe trotz der Entleerung mit gleicher Kraft wie die schlaffen Wände bei gefüllten Vorhöfen. Auf diese Art ist es möglich, den Druck in den grossen Stämmen der venösen Systeme vollkommen constant zu erhalten. So zeigt er sich aber in der That, von kleinen, durch die Athmung bedingten Schwankungen abgesehen, bei directer manometrischen Bestimmung.

Von der Zeit, welche vom Beginn einer Systole bis zum Beginn der nächsten verstreicht, geht etwa ein Viertel auf die Systole der Vorhöfe, dann die Hälfte auf die Zusammenziehung der Kammern, und während des letzten Viertels sind alle Muskeln des Herzens erschlafft. Dies bildet die sogenannte Pause. Verlangsamung der Schlagfolge des Herzens wird wesentlich durch Verlängerung der Pause bedingt. Bei der für den Erwachsenen normalen Frequenz von rund 70 Schlägen in der Minute, dauert die Pause etwa 0,4″, die Systole der Vorhöfe 0,16″, die Systole der Ventrikel 0,3″.

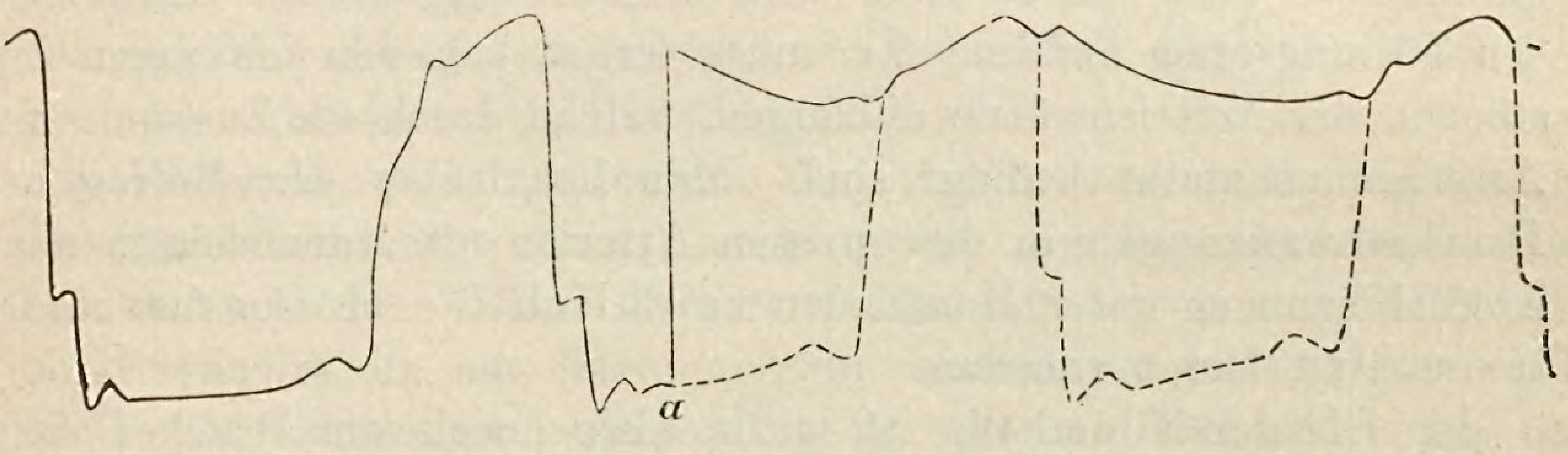
V. Die Pulswelle im arteriellen System.

Es wurde oben gezeigt, dass mit der Systole der linken Kammer ein bestimmtes Blutvolum ziemlich plötzlich in die Aorta eingepresst wird. Dem wird natürlich eine Drucksteigerung entsprechen, die sich rasch wellenartig im ganzen arteriellen Systeme fortpflanzen muss. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser Welle, der sogenannten „Pulswelle“, hängt von verschiedenen Umständen ab, in erster Linie von der Elasticität der Wände, dann aber auch vom Drucke; sie wird deshalb wohl in den grösseren Arterien grösser sein als in den kleineren, doch ist dies am lebenden Thiere noch nicht nachgewiesen. Directer Bestimmung am Menschen ist aber die durchschnittliche Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle zugänglich auf dem ganzen Wege vom Herzen bis zu einer peripherischen Arterie, an welcher der Puls zu fühlen ist. Man braucht nur die Zeit zu bestimmen vom Augenblicke des Herzstosses bis zu dem Augenblicke, wo der Puls an der betreffenden Arterie, z. B. der radialis, gefühlt

wird und durch diese Zeit die direct gemessene Wegstrecke zu dividiren. So hat man gefunden, dass sich im Arteriensystem des Armes die Pulswelle mit nahezu 5,8^{m} Geschwindigkeit per Secunde fortpflanzt, im Arteriensystem des Beines mit etwas grösserer, etwa 6,4^{m} per Secunde. Beim Kinde, dessen Arterien dehnbarer, d. h. weniger elastisch sind, schreitet die Pulswelle langsamer fort mit etwa 4^{m} per Secunde in der Richtung nach dem Arm und etwa 5^{m} per Secunde nach dem Bein. Einflüsse, welche den Blutdruck herabsetzen, z. B. Narcotica, mindern auch merklich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle. Es ist gut zu bemerken, dass das Fortschreiten der Pulswelle nicht zu verwechseln ist mit dem Fortschreiten der Bluttheilchen selbst. Keineswegs kommen die mit einer Systole aus dem linken Ventrikel ausgeworfenen Bluttheilchen in dem Augenblicke in entfernten Arterienästen an, in welchem sich hier die Drucksteigerung bemerklich macht, diese rührt vielmehr nur daher, dass die in der Aorta eingepressten Bluttheilchen die nächsten verdrängen und diese die folgenden u. s. w.

Während der folgenden Herzdiastole wird sich der ins arterielle System durch die Systole eingepresste Blutüberschuss allmählich durch die Capillaren nach den Venen verlaufen und der Druck im arteriellen System wird wieder sinken, bis er beim Beginne der nächsten Systole wieder gesteigert wird. Im arteriellen Systeme und besonders in seinen grossen Stämmen wird also der Druck fortwährend schwanken.

Fig. 40.



Druckcurve im linken Ventrikel und in der Aorta eines Pferdes.

In der Aorta wird der Druck, so lange die sehr weite Communication mit dem linken Herzventrikel überhaupt offen ist, d. h. also während der Systole, nicht merklich niedriger sein können als in dem letzteren selbst. Dahingegen ist zur Zeit der Diastole der Druck in der Aorta beträchtlich höher als im linken Herzventrikel. Während er nämlich in diesem nothwendig unter dem sehr geringen

Drucke in den Lungenvenen herabsinkt, muss er in der Aorta immer noch ziemlich hoch bleiben, und so kann auch noch während der Diastole beständig Blut aus den Arterien nach den Venen hinströmen. Figur 40 giebt ein Bild von den Druckschwankungen in der Aorta in ihrem Verhältniss zu den Druckschwankungen im Ventrikel, wie es durch eine selbstregistrirende manometrische Vorrichtung direct entworfen ist. Bis zu dem durch den Punkt *a* repräsentirten Augenblicke befand sich der manometrische Vorrichtung in Verbindung mit dem Hohlraum des Herzventrikels und zeigte plötzliche Schwankungen zwischen sehr hohen und sehr niedrigen Werthen des Druckes. In dem Augenblicke *a* wurde sie in die Aorta zurückgezogen, und nun bleiben zwar die Gipfel der Schwankungen genau die alten, die Thäler sinken aber weder so plötzlich noch so tief, weil das Sinken eben nicht durch eine plötzliche Aenderung der Wandbeschaffenheit wie beim Ventrikel bedingt ist, sondern durch das allmähliche Verlaufen des Blutüberschusses. Die punktirte Linie unter den zwei letzten Schwankungen zeigt, was die manometrische Vorrichtung verzeichnet hätte, wenn sie mit dem Herzventrikel in Verbindung geblieben wäre.

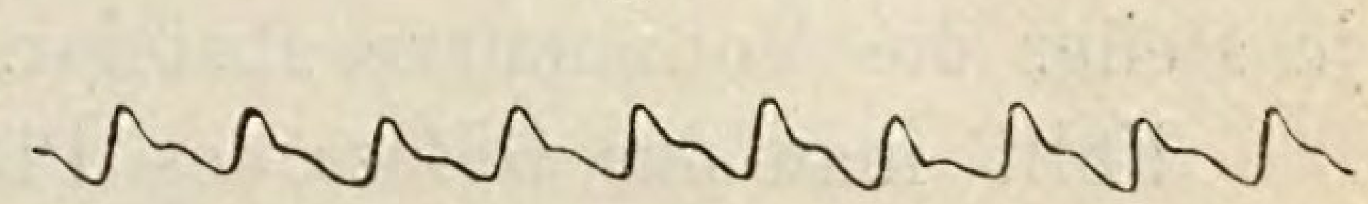
Der Betrag der periodischen Druckschwankung in der Aorta lässt sich nicht im Allgemeinen angeben, auch nicht etwa in Bruchtheilen des höchsten Druckwerthes. Dieser Betrag hängt vielmehr von einer Reihe variabler Umstände ab. Er ist namentlich um so grösser, je seltener der Herzschlag ist, denn um so mehr Blut hat während der Diastole Zeit, sich nach den Venen zu verlaufen. Er ist ferner um so grösser, je weniger das ganze Arteriensystem schon gefüllt ist, denn um so mehr wird die neu eingepresste Blutmenge den Füllungsgrad ändern. Er muss ferner von den jeweiligen Zuständen der Arterienwände abhängen, welche durch die Zustände der Arterienmuskulatur bedingt sind. Man hat früher den Betrag der Druckschwankungen in den grossen Arterien oft unterschätzt, ohne Zweifel kann er unter Umständen reichlich die Häfte des mittleren Druckes ausmachen.

Die Druckschwankung ist bis in kleine, vielleicht $0{,}5^{mm}$ Durchmesser haltende Arterienzweige noch merklich, hier aber allerdings nicht mehr so bedeutend wie in den grossen Arterien. Wenn die Druckschwankungen in der Aorta recht gross sind, kann der Minimumwerth des Aortendruckes tiefer sein als der Mittelwerth des Druckes in den kleinen Arterien, so dass es dann Augenblicke geben kann, in welchen der Druck in der Aorta niedriger ist als in ihren Zweigen.

An oberflächlich gelegenen Arterien kann die Schwankung des

Druckes und die selbstverständlich damit Hand in Hand gehende Schwankung der Weite auch beim lebenden Menschen deutlich wahrgenommen werden, sowohl durch das Gesicht als durch das Gefühl. Legt man z. B. den Finger auf die *art. radialis* eines Menschen, so fühlt man bekanntlich regelmässig periodisch leichte Stösse, den sogenannten „Puls". Ihre Zahl entspricht genau der Zahl der Herzschläge, welche für die Diagnostik so wichtige Grösse auf diese Art am bequemsten ermittelt wird. Bei einiger Uebung kann man aber verschiedene Pulsarten nicht blos ihrer Häufigkeit nach unterscheiden, sondern auch ihrem Charakter nach, oder nach der Art, wie der Druck ansteigt und absinkt. Von Alters her unterscheidet daher die Pathologie die Pulse nicht nur nach ihrer Frequenz (*pulsus frequens* — *pulsus rarus*), sondern auch nach anderen Eigenschaften, die sich auf den zeitlichen Verlauf der Druckschwankung innerhalb einer Pulsperiode beziehen (*p. celer* — *p. tardus* etc.). Viel feiner als mit dem blossen zufühlenden Finger lässt sich der zeitliche Verlauf der Druckschwankung in den Arterien des lebenden Menschen ermitteln durch ein mittelst einer starken Feder angedrücktes Hebelchen, dessen langer Arm seine Bewegungen an einer vorübergeführten Platte anschreibt. Eine derartige Vorrichtung, „Sphygmograph" genannt, ist ein unschätzbares diagnostisches Hilfsmittel für den Arzt, denn der zeitliche Verlauf der Druckschwankung in den Arterien kann wichtige Aufschlüsse über den jeweiligen Zustand des Gefässsystems geben, wie in der Pathologie gezeigt wird. Die von einem normalen Pulse sphygmographisch geschriebene Curve muss etwa so aussehen wie in Fig. 41, d. h. in Worten, der Druck steigt rasch an und sinkt dann allmählich in der Weise ab, dass im Verlaufe des Absinkens noch eine kleine Erhebung statt hat. Diese merkwürdige Erscheinung nennt man „Dikrotismus". Ohne Zweifel hängt sie mit dem Schlusse der Semilunarklappen am Aortenanfange zusammen, mit welchem jene kleine Erhebung genau gleichzeitig ist. Andere kleine Zäckchen und Eigenthümlichkeiten der Pulscurve sind nicht constant.

Fig 41.



Während die Pulswelle irgend einen Ort der Arterie durchläuft, erleidet nicht blos der Druck, sondern auch die Geschwindigkeit des Strömens eine Aenderung. Der zeitliche Verlauf dieser Aenderung lässt sich auch beim lebenden Menschen graphisch darstellen, und zwar indirekt auf folgende Weise. Man schliesst ein Glied, z. B. die Hand oder den Arm, in ein mit Wasser gefülltes, passend geformtes Gefäss ein, dessen Wand unausdehnbar ist und sich durch geeignete

Zwischenstücke an die Haut wasserdicht anschliesst. Aus dem Inneren des Gefässes geht ein nach unten U-förmig umgebogenes Rohr hervor, dessen freier Schenkel oben offen ist. Auf der freien Wasserfläche schwimmt ein Schwimmer mit Zeichenstift, so dass die Schwankungen desselben sich an einer vorüberbewegten Fläche anzeichnen. Man sieht, dass man auf diese Weise die Curve der Volumänderungen des eingeschlossenen Gliedes erhalten wird, denn so lange das Volum desselben zunimmt, verdrängt es Wasser aus dem Gefässe in den offenen Schenkel, und der Schwimmer steigt. So lange das Volum des Gliedes abnimmt, sinkt der Schwimmer. Man nennt eine solche Vorrichtung einen „Plethysmographen". Die raschen periodischen Aenderungen des Volumes sind nun aber offenbar bedingt durch die Schwankungen der Blutstromstärke an der Stelle der zuführenden Arterie, wo dieselbe den Rand des Wassergefässes überschreitet. In der That wird das Volum des Gliedes so lange zunehmen, so lange der arterielle Zufluss stärker ist als der venöse Abfluss, und umgekehrt. Da nun die Stärke des venösen Abflusses als merklich constant gelten kann, so lässt sich aus der Volumcurve die Stromstärkecurve oder Geschwindigkeitscurve an der oben bezeichneten Stelle der Arterie, bezogen auf die constante Stärke des venösen Stromes, als Nulllinie ableiten, indem man an jedem Punkte der Abscissenaxe eine Ordinate aufträgt, deren Höhe der Steilheit des Ansteigens (resp. Absteigens) der Volumcurve an diesem Punkte proportional ist, denn je steiler diese Curve in einem Punkte ansteigt, um so mehr muss im entsprechenden Augenblicke die Stärke des arteriellen Blutstromes die des venösen übertreffen — resp. vom venösen übertroffen werden, je steiler die Volumcurve absteigt.

Füllt man das Gefäss des Plethysmographen nicht mit Wasser, sondern lässt einen Leuchtgasstrom durch seinen freien Raum hindurchgehen, welcher am Ende des ausführenden Rohres angezündet ist, so zuckt die Flamme periodisch auf und ab, und zwar ist sie, wie leicht einzusehen ist, nicht etwa am höchsten in den Augenblicken, wo das Volum des eingeschlossenen Gliedes am grössten und am niedrigsten, wenn dies Volum am kleinsten ist, sondern die Höhe der Flamme entspricht der Geschwindigkeit der Volumzunahme, denn je grösser diese ist um so mehr Gas wird in dem betreffenden Augenblicke hinausgedrängt. Die Höhe der Flamme in jedem Augenblicke ist also ganz unmittelbar die Ordinate der arteriellen Stromstärkecurve, und man hat diese gradezu in graphischer Darstellung vor Augen, wenn man die Flamme auf einem vorübergehenden empfindlichen Papier photographirt.

Figur 42 ist eine in dieser Weise hergestellte Stromstärkecurve

in den Arterien des Vorderarmes, die also wohl mit der Druckcurve in der *arteria Radialis* (siehe Fig. 41) verglichen werden kann. Diese Vergleichung mit Berücksichtigung des verschiedenen Zeitmaassstabes beider Figuren lässt sehen, dass die Geschwindigkeit in der Arterie viel früher tief herabsinkt als der Druck. Dieser Umstand zeigt, dass an der Peripherie des arteriellen Systemes eine die Bewegung hemmende Stauung eintritt, so

Fig. 42.



dass der Druck noch hoch ist, während die Geschwindigkeit schon ganz gering geworden ist, oder wie man es in der Kunstsprache der Mechanik ausdrückt, dass an der Peripherie des arteriellen Systemes die positive Pulswelle positiv reflectirt wird. Die dritte, grössere Zacke der Geschwindigkeitscurve (Fig. 42) entspricht offenbar der dikroten vom Semilemarklappenschlusse bedingten Erhebung in der Druckcurve (Fig. 41), denn sie liegt wie diese etwas vor der Mitte der ganzen Periode.

Ueber die absoluten Werthe der Stromstärke giebt natürlich die in der beschriebenen Weise gewonnene Curve keinerlei Aufschluss.

In den ganz grossen Arterienstämmen ist offenbar die Blutgeschwindigkeit zeitweise ganz gleich Null. Insbesondere kann kein Zweifel darüber sein, dass in der Nähe der Aortenklappen, so lange diese geschlossen sind, vollständige Ruhe herrschen muss. Sehr wahrscheinlich ist in den grossen Arterienstämmen die Bewegung sogar ein wenig rückläufig, kurz ehe die neue Herzsystole ein neues Blutquantum einpresst. Eine solche rückläufige Bewegung hat aber zur Voraussetzung, dass der Druck in der Aorta niedriger ist als in ihren Zweigen, was eben, wie wir schon sahen, in gewissen Momenten der Fall zu sein scheint.

In der Peripherie des arteriellen Systemes, wo sich das Gesammtstrombett mehr und mehr erweitert, die Bewegung sich also immer grösseren Massen mittheilen muss, erlischt allmählich die Wellenbewegung ganz, wozu auch noch die Reibungswiderstände beitragen, so dass in Capillaren und Venen lediglich das früher schon beschriebene constante Strömen stattfindet. In diesen Theilen der Blutbahn hat die Elasticität der Wände keine directe mechanische Bedeutung, denn ein constanter Strom, der überall auch constanten Druck zur Voraussetzung hat, kann von denselben Kräften mit gleicher Stärke offenbar in einem starren Rohre getrieben werden wie in einem elastischen Rohre von denselben Dimensionen. Die

Dehnbarkeit und Elasticität der Wände gewinnt hier offenbar erst eine Bedeutung für den Fall, dass durch Aenderung der Kräfte oder sonstige Umstände ein neuer stationärer Zustand mit anderen, aber wieder constanten Druckwerthen hergestellt wird. Da werden eben die gedachten Gefässprovinzen sich ausdehnen oder zusammenziehen, je nachdem der Druck darin steigt oder sinkt. Ganz anders ist es in den Stämmen des arteriellen Systems, wo ein stossweisses Einströmen vom Herzen her statt hat. Hier erleichtert selbst für den Fall der stationären Bewegung die Dehnbarkeit und Elasticität der Wände dem Herzen die Arbeit, denn wie aus den vorstehenden Erörterungen zu ersehen ist, findet die plötzlich eingepresste Blutmenge in den erweiterten grossen Arterien einstweilen Platz und braucht nicht sogleich die ganze Masse wie in einem starren Rohre verschoben zu werden. Man kann den Nutzen der elastischen Dehnbarkeit durch einen sehr einfachen und lehrreichen Versuch zeigen. Lässt man nämlich unter ganz gleichen Verhältnissen dieselben Druckkräfte stossweise wirken auf ein dehnbarelastisches und ein starres Rohr, in welchem sonst ganz gleiche Widerstände vorhanden sind, so fliesst durch das dehnbare Rohr in der Zeiteinheit bedeutend mehr Flüssigkeit als durch das starrwandige. Hieraus erklärt sich, dass durch Verkalkung der Wände der grossen Arterienstämme, welche eine häufige Erscheinung des höheren Alters ist, der Blutkreislauf sehr beeinträchtigt wird.

VI. Venenklappen.

Eine Einrichtung, welche zwar für den Blutstrom nicht an sich nothwendig ist, welche aber manche zufällige Störungen durch äussere Umstände beschränkt, sind die Klappen in den meisten Venenstämmen, deren Einrichtung und Vorkommen aus der Anatomie bekannt ist. Sie lassen nur in der normalen Richtung ein Fliessen zu. Wenn also durch einen zufälligen äusseren Anlass — Verdickung der benachbarten Muskeln u. dergl. — ein Druck auf einen Venenabschnitt ausgeübt wird, so kann das verdrängte Blut nur in der normalen Richtung entweichen, während es ohne die Klappen zum Theil nach dem capillären Quellgebiete der betreffenden Vene verdrängt werden würde, was offenbar leicht störende Uebertüllungen veranlassen könnte. In den Arterienästen ist für eine solche Anordnung kein Bedürfniss, weil hier das Blut von innen einen höheren Druck ausübt und daher nicht so leicht zu verdrängen ist.

4. Capitel. Lymphbewegung.

Trotz des vollständigen Abschlusses des Gefässsystemes bleibt die kreisende Bewegung des Blutes doch nicht vollkommen auf dessen Binnenraum beschränkt. Bei der Dünnheit der Wände der kleinsten Gefässe und bei dem hohen Drucke, welcher durchschnittlich hier herrscht, muss beständig ein merklicher — wenn auch vielleicht nicht sehr grosser — Bruchtheil der Flüssigkeit nach aussen durchsickern (siehe S. 253). Soll hierdurch das Blutgefässsystem nicht allmählich immer leerer werden, so muss die ausgetretene Flüssigkeit immer wieder in das Blutgefässsystem zurückgeführt werden. Dies geschieht in der That durch den „Lymphstrom".

Jedes aus einem Capillargefäss ausfiltrirte Flüssigkeitstheilchen befindet sich, sofern es nicht durch Imbibition in die Substanz eines Gewebselementes selbst aufgenommen ist, in einer Lücke zwischen den Gewebselementen. Diese Lücken bilden meist auf grosse Strecken zusammenhängende Systeme von mehr oder weniger regelmässiger Anordnung, welche in verschiedenen Organen verschieden ist. Namentlich das überall zwischen den anderen Gewebselementen verbreitete Bindegewebe scheint bestimmte Strassen zu führen, auf welchen sich das Bluttranssudat bewegen kann. Der Binnenraum der Gewebslückensysteme hängt in allen Organen stetig zusammen mit dem Binnenraum der vom Organ entspringenden Lymphgefässe. Wie im Einzelnen die Lymphgefässe entspringen aus den Lückensystemen, das sich räumlich klar vorzustellen, dürfte die geübteste geometrische Einbildungskraft übersteigen; dass dem aber wirklich so ist, das kann man leicht beweisen. Wenn man nämlich eine Canüle irgendwo aufs Gerathewohl in ein Gewebe einsticht und unter den geeigneten Vorsichtsmassregeln eine leicht fliessende Injectionsmasse einspritzt, die übrigens feine feste Theilchen enthalten darf, so gelangt die Masse allemal schliesslich in die Lymphgefässe. Hierdurch ist bewiesen, dass von jeder Gewebslücke aus ein flüssiges oder festes Theilchen in ein Lymphgefäss gelangen kann, ohne irgend eine Scheidewand zu durchsetzen. Man könnte also auch sagen, jede Gewebslücke bildet einen Theil des Lymphgefässsystems. Hierauf beruht auch die jetzt so beliebte subcutane Application von Arzneistoffen. Man sticht nämlich eine spitze Canüle aufs Gerathewohl ins Unterhautzellgewebe und kann sicher sein, dass durch dieselbe eingespritzte Arzneistoffe auf den Lymphwegen ins Blut gelangen.

Einen besonders bemerkenswerthen Fall von Gewebslücken bilden die serösen Höhlen, auch diese sind somit gleichsam seeartig aus-

gebreitete Theile des Lymphsystems. Bezüglich der Bauchhöhle kann man dies leicht zeigen. Wenn man auf ein mit der concaven Seite nach oben gehaltenes Kaninchenzwerchfell Lösung von Berliner Blau aufgiesst und das Zwerchfell durch künstliche Athmung einige Zeit auf- und abbewegt, so füllen sich alsbald die Lymphstämme desselben vollkommen mit der blauen Lösung.

Die Lymphgefässe der verschiedenen Organe sammeln sich bekanntlich schliesslich im *ductus thoracicus* und dem *truncus lymphaticus dexter*, welche beide in die *venae anonymae* (*jugulares* oder *subclaviae*) einmünden. Hier ist, wie wir früher sahen, der Flüssigkeitsdruck im Innern sehr niedrig, und es ist also verhältnissmässig leicht, Flüssigkeit an dieser Stelle einzuführen. Als treibende Kraft für die Lymphe auf ihrem ganzen Wege, der besonders durch die Lymphdrüsen sehr widerstandsreich ist, wirkt offenbar wesentlich der Druck des immerfort in die Gewebslücken nachrückenden Bluttranssudates, also in letzter Instanz der Blutdruck in den Capillaren, welcher das Transsudat heraustreibt. Unterstützend mitwirken mag eine öfters beobachtete rhythmische Contraction der grösseren Lymphstämme. Diese kann nämlich stets nur die Lymphe in normaler Richtung treiben, da eine rückläufige Bewegung der Lymphe durch Klappen verhindert wird, mit welchen die Lymphgefässe noch reichlicher ausgerüstet sind als die Venen. Wenn diese Annahmen richtig sind, so wäre zu erwarten, dass Steigerung des arteriellen Blutdruckes die Lymphmenge vermehren müsste. Dies scheint aber gar nicht oder nur sehr wenig der Fall zu sein, wenn man den Druck durch Einwirkungen auf die Arterie selbst steigert. Vielleicht liegt dies daran, dass in allen solchen Fällen der Druck in den Capillaren, auf den es bei der Lymphbildung allein ankommt, wenig oder gar nicht gesteigert wird. Ganz sicher kann man dagegen den Druck in den Capillaren steigern durch Absperrung der Venen, denn hier muss er ja, wenn das Blut vollkommen stillsteht, den arteriellen Druck ganz erreichen. Sperrung der Venen steigert nun in der That oft die Lymphbildung bedeutend, was der soeben ausgesprochenen Vermuthung über die Unwirksamkeit der Drucksteigerung in den Arterien erhöhte Wahrscheinlichkeit giebt. Nach Verschluss der Venen wird die Lymphausschwitzung oft so reichlich, dass die Gewebelücken von Flüssigkeit sichtlich strotzen — ein sogenanntes Oedem entsteht. Sehr begünstigt wird diese Oedembildung, wenn die Gefässnerven des Theiles durchschnitten sind, dessen Venen comprimirt werden. Offenbar macht die der Nervendurchschneidung folgende Erschlaffung die Gefässwände durchgängiger. Man hat ferner beobachtet, dass active und passive Bewegung den Lymphstrom in den Extremitäten be-

deutend steigert. Möglicher Weise sind auch hierbei partielle venöse Stockungen von wesentlichem Einflusse, besonders aber wohl auch die Förderung des Abflusses der Flüssigkeit aus den Gewebslücken in die Lymphgefässe.

Insofern die Lymphe aus den Capillargefässen des Aortensystemes herstammt und in die grossen Körpervenenstämme wieder einkehrt, kann man .den ganzen Lymphstrom füglich ansehen als eine Abzweigung des grossen oder Körperkreislaufs, welcher dem Venenstrom parallel geht und sich schliesslich wieder mit ihm vereinigt. Wie mächtig dieser Zweig sein mag, im Verhältniss zum Hauptstrom, davon können wir uns nur auf Grund von hypothetischen Annahmen eine Vorstellung machen. Bei Thieren hat man nämlich öfters versucht, die Gesammtmenge von Lymphe zu bestimmen, welche der *ductus thoracicus* in einer Zeiteinheit liefert. Will man von derartigen Bestimmungen aus nach Verhältniss des Körpergewichtes auf den Menschen schliessen, so dürfte man bei ihm in der Minute 18 ^{gr} Lymphe annehmen. Wenn wir andererseits annehmen (siehe S. 268), dass jede Systole des linken Herzventrikels 66 $_{cm}^3$ oder 62 ^{gr} Blut liefert, so hätten wir bei 70 Systolen in der Minute 4340 ^{gr} Blut durch den Querschnitt des Gefässsystems, davon sind 18 ^{gr} der 241ste Theil. Das hiesse also, unter den gemachten, freilich keineswegs feststehenden Annahmen, wäre zu schliessen, dass von dem nach den Capillaren strömenden Blute der 241ste Theil die Wände durchsickert und als Lymphe den Weg fortsetzt.

5. Capitel. Abhängigkeit der Säftebewegung vom Nervensystem.

I. Allgemeine Betrachtungen.

Aus den mechanischen Betrachtungen des vorigen Abschnittes geht hervor: So lange als das Herz in gleicher Weise fortarbeitet und in den Zuständen der Gefässwände keinerlei Aenderung eintritt, erhält sich die Blutbewegung in einem vollständig beharrlichen Gange; das heisst mit anderen Worten: so lange strömt durch einen irgendwo gegriffenen Gefässquerschnitt in jeder Zeiteinheit dieselbe Blutmenge, und so lange bleibt der Druck in jedem Punkte constant, resp. schwankt er genau periodisch zwischen denselben Grenzwerthen. Die Einrichtungen des Gefässsystems machen es aber möglich, dass die Grössen, welche die Beschaffenheit des beharrlichen Zustandes bedingen, sehr verschiedene Werthe annehmen können. Sowie dies geschieht, wird offenbar ein neuer Zustand platzgreifen, der dann auch wiederum beharrlich wird, wenn die neuen Werthe der massgebenden Grössen constant bleiben. Wenn

beispielsweise die Häufigkeit des Herzschlages zunimmt, ohne dass sich sonst etwas ändert, wenn namentlich auch die mit jeder Systole ausgeworfene Blutmenge dieselbe bleibt, dann wird bei den ersten häufigeren Systolen offenbar die Anfüllung der arteriellen Systeme zunehmen, weil mehr Blut in der Zeiteinheit eingetrieben wird, als bei der bisherigen Stromstärke durch die Capillaren entweichen kann; aus demselben Grunde wird offenbar die Anfüllung der venösen Systeme abnehmen. Damit geht aber Hand in Hand eine Steigerung der Druckdifferenz zwischen Arterien und Venen, und diese bedingt wieder eine Beschleunigung des Stromes durch die Capillaren. Sowie also die erhöhte Häufigkeit des Herzschlages einige Zeit gedauert hat, wird der Strom durch die Capillaren in dem Maasse gesteigert sein, dass er wieder ebenso viel Blut von den Arterien zu den Venen fördert, als das rascher schlagende Herz in der Zeiteinheit von den Venen in die Arterien einpumpt. Von da ab wird der Kreislauf in seinem neuen Zustande beharrlich sein. Dem neuen Zustande entspricht aber ausser einer grösseren Gesammtstromstärke auch ein grösserer mittlerer Druck in den Arterien.

Andererseits kann sich die Beschaffenheit der Blutbahnen vermöge der in ihren Wänden enthaltenen Muskelfasern bedeutend ändern, sowohl aller auf einmal als auch einzelner; an blosgelegten Arterien von Thieren kann man oft bemerken, dass sie sich nahezu bis zum Verschwinden der Lichtung zusammenziehen, selbst wenn ihr Durchmesser vorher vielleicht nahezu 1^{mm} betrug. Ziehen sich nun z. B. alle oder wenigstens sehr viele Blutgefässe des ganzen Körpers zusammen, so muss offenbar die Stärke des Gesammtblutstromes nach den Venen hin bedeutend vermindert werden, da die verengten Bahnen mehr Widerstand leisten. Schöpft nun aber der linke Herzventrikel immer noch jede Secunde gleich viel Blut und pumpt es in das arterielle System, so wird hier eine immer grössere Anfüllung stattfinden. Damit aber steigt hier der Druck und folglich die treibende Kraft. Es kann so nach einer Reihe von Herzschlägen dahin kommen, dass trotz des vermehrten Widerstandes die Gesammtstromstärke wieder dieselbe wird wie früher. In diesem neuen stationären Zustande hätte aber das Herz mehr Arbeit in der Zeiteinheit zu leisten, indem es dieselbe Blutmenge gegen einen höheren Druck bewegte. Natürlich ist es aber auch denkbar, dass die Zusammenziehung der Gefässe die Folge einer Minderung der in jeder Systole vom Herzen ausgeworfenen Blutmenge ist und damit eine Verkleinerung der Gesammtstärke des Blutstromes zur Folge hat. Ziehen sich blos die kleinen Gefässe einzelner Gegenden zusammen, so wird hier im Besonderen der Blutstrom verlangsamt,

während vielleicht die Gesammtstärke, in der Aorta gemessen, dieselbe bleibt.

Wir erkennen die Möglichkeit zu einer unübersehbaren Mannigfaltigkeit von Zuständen des Kreislaufes, die im Verlaufe des Lebens wirklich fortwährend mit einander wechseln. Hiervon überzeugt schon die oberflächlichste Selbstbeobachtung. Insbesondere die Blutfülle der Haut sieht man oft wechseln zwischen lebhafter Röthe und vollständiger Blässe. Das Herz fühlt man bald mit äusserster Heftigkeit arbeiten, bald schlägt es unmerklich schwach und langsam. Dieser Wechsel in der Vertheilung und in der Gesammtstärke des Blutstromes muss — wenn überall die Thierspecies lebensfähig sein soll — den jeweiligen Bedürfnissen sich zweckmässig anpassen. Da das Blut der Träger sowohl des Ernährungsmateriales als auch des zu allen Verrichtungen der Organe nothwendigen Sauerstoffes ist, so muss dafür gesorgt sein, dass das Blut stets die Organe am reichlichsten durchströmt, welche gerade zur Zeit am lebhaftesten functioniren, und wenn an die Leistungen des Körpers im Ganzen stärkere Ansprüche gemacht werden, so muss sich die Stärke des Blutstromes im Ganzen steigern. Eine Grösse hält sich aber bei allen wechselnden Zuständen des Kreislaufes annähernd constant, das ist der Druck in den grossen Venenstämmen und Herzvorhöfen. Er bleibt immer, in Quecksilberhöhe gemessen, einige Millimeter unter dem Atmosphärendruck, mag der Druck in den grossen Arterien 100 oder 250^{mm} betragen. Diese Constanz ist leicht zu verstehen. Bei der grossen Geräumigkeit der Venenstämme und der Schlaffheit ihrer Wände kann Veränderung der Füllung keine grosse Druckänderung bedingen.

Die Einrichtung, vermöge deren der Blutkreislauf den jeweiligen Bedürfnissen angepasst wird, besteht in einem überaus verwickelten Nervensystem, welches mit allen übrigen nervösen Apparaten und dadurch mit allen Organen in den mannigfaltigsten Beziehungen steht, und welches direct die Muskulatur des Herzens und der Gefässwände beherrscht.

II. Herznerven.

Die motorischen Nerven der Herzmuskulatur entspringen aus Ganglienzellen, welche im Herzen selbst liegen, und auch die Reize, welche durch Vermittelung dieser Ganglienzellen auf die motorischen Nerven und schliesslich auf die Muskelfasern übertragen werden, entstehen ohne Zweifel im Herzen selbst, denn das Herz schlägt, aus dem Körper herausgeschnitten, noch in seinem regelmässigen Rhythmus fort. Will man dies beim Säugethierherzen beobachten, so muss

natürlich für Speisung seiner Muskeln mit arteriellem Blute gesorgt werden. Das harmonische Zusammenwirken der ganzen Muskulatur und die genaue Aufeinanderfolge der Vorhofs- und Kammersystole muss durch die besondere anatomische Einrichtung des Herznervensystems bedingt sein. Wie das zugeht, ist aber noch nicht ermittelt. Zum Theil ist wahrscheinlich das Zusammenwirken aller Herzmuskelfasern darin begründet, dass sie durch Anastomosen stetig zusammenhängen, dass die ganze Muskulatur der Ventrikel gleichsam nur eine einzige Muskelfaser darstellt, in welcher selbst sich die Erregung überall hin fortpflanzen kann. Beim Froschherzen wenigstens ist dies experimentell bewiesen. Die herrschenden Coordinationscentra des Herzens beim Säugethiere scheinen die Gangliengeflechte an der Vorhofsscheidewand und an der Atrioventrikulargrenze zu sein, von denen sich dann periphere Nervengeflechte, insbesondere der *plexus coronarius dexter* und *sinister*, abzweigen.

Worin eigentlich der Reiz für das Herznervensystem besteht, ist völlig unbekannt. Die Periodicität der Erregung ist wahrscheinlich nicht dadurch bedingt, dass der Herzreiz selbst nur in regelmässigen Intervallen periodisch einwirkt. Vielmehr ist sehr wahrscheinlich, dass dieser Reiz, sei er nun welcher er wolle, stetig auf die Ganglien des Herzens einströmt, dass aber hier Hemmungsvorrichtungen (siehe S. 103) vorhanden sind, welche den Reizstrom gleichsam aufstauen, so dass er sich in einzelnen Schlägen entladen muss, ähnlich wie durch eine Leydener Flasche, deren Knopf eine mit der äusseren Belegung verbundene Kugel gegenübersteht, ein ihrer inneren Belegung zugeführter Elektricitätszufluss in einzelne Entladungen vertheilt wird, welche regelmässig periodisch wie die Herzschläge erfolgen, so lange der Elektricitätszufluss constant bleibt. Ein noch geläufigeres Beispiel für die Veränderung eines stetigen Stromes durch Hemmung in einzelnen Entladungen hat man in dem Aufsteigen einzelner, regelmässig periodisch aufeinander folgender Blasen, wenn man einen Gasstrom durch ein Rohr in eine Wassermasse treten lässt. Diese seit längerer Zeit in die Nervenphysiologie eingebürgerten Gleichnisse zur Erläuterung der periodischen Functionen sind indessen insofern durchaus nicht zutreffend, als bei einem nervösen Hemmungsapparate keineswegs die Summe der abströmenden Erregung der Summe der zuströmenden gleich zu sein braucht.

Nach einem schon in der Nervenphysiologie wahrscheinlich gemachten Satze dürfen wir wohl die Vermuthung aufstellen, dass im Herzen ausserhalb der eigentlichen Ganglienzellen Reizaufnahmsorgane vorhanden sind, die, zunächst von dem uns unbekannten Herzreize getroffen, in Erregung gerathen, und dass von ihnen durch Leitungs-

bahnen von vielleicht mikroskopischer Kleinheit die Erregung in die Ganglienzellen einströmt.

Ein solcher Apparat, wie ihn nach dieser Auffassung das Herz mit seinem eigenen Nervensystem darstellt, wird um so häufigere Entladungen geben, je mehr Reiz in der Zeiteinheit zur Wirkung kommt einerseits und je schwächer die hemmenden Vorrichtungen sind andererseits und *vice versa.* Diese beiden Momente scheinen beim Herzen für sich genommen ziemlich unabhängig zu sein von den hydrodynamischen Bedingungen. Wenn man nämlich bei Thieren alle Nervenstränge durchschneidet, welche den Zusammenhang zwischen den Herznerven und anderen Nervencentren vermitteln, so schlägt das Herz mit annähernd gleicher Frequenz, mag der Druck im Innern der Ventrikel hoch oder niedrig sein; nur eine unbedeutende Zunahme der Frequenz des Herzschlages hat man in solchen Fällen beim Kaninchen öfters bemerkt, wenn durch Zuklemmen grosser Arterienbahnen der Druck gesteigert wird, jedoch ging auch dies nur bis zu einem gewissen Grade. Das ganz ausgeschnittene Froschherz schlägt mit vollkommen gleicher Frequenz bei jedem beliebigen Druckwerthe. Dagegen hat bei ihm Steigerung der Temperatur einen sehr deutlich beschleunigenden Einfluss wahrscheinlich dadurch, dass die Reizbarkeit seiner nervösen Apparate gesteigert wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass etwas Aehnliches vom Säugethierherzen gilt, doch ist es hier noch nicht direct nachgewiesen, wenn man nicht die Erhöhung der Pulsfrequenz beim Fieber als Beweis gelten lässt.

Auf die Arbeit des Herzens hat der Druck, gegen welchen es arbeitet, einen ähnlichen Einfluss wie die Belastung auf die Arbeit eines beliebigen Muskels unter gleichen Bedingungen; sie steigt nämlich mit wachsendem Druck bis zu einem gewissen Werthe, um darüber hinaus wieder abzunehmen. Die Arbeit eines Herzventrikels während einer bestimmten Zeit ist das Produkt des während dieser Zeit ausgepressten Blutvolums und des Druckes, gegen welchen es ausgepresst ist. Wählt man zur Einheit der Arbeit das Kilogrammmeter, so muss das Volum in Kubikmetern der Druck in Kilogrammen pro Quadratmeter Oberfläche ausgedrückt sein. Presst beispielsweise der linke Ventrikel mit einer Systole (siehe S. 268) 66 $_{cm}{}^3$ gegen einen Druck aus, der einer Quecksilbersäule von 200 ^{mm} Höhe entspricht, so hätten wir das Volum = 0,000.066 $_m{}^3$, den Druck = 2700 zu setzen, denn soviel Kilogramm wiegt eine Quecksilbersäule von 200 ^{mm} Höhe und 1 $_m{}^2$ Grundfläche. Die Arbeitsleistung der einen Systole betrüge also 0,000.066 $\times$ 2700 = 0,187 ^{kgm}. In einer Minute würde also der Ventrikel mit 70 Systolen eine Arbeit von

rund 12,5 ^{kgm} leisten. Der rechte Ventrikel dürfte etwa $^1/_3$ dieser Arbeit leisten, so dass die Arbeit des ganzen Herzen in der Minute zu 16,7 ^{kgm} anzuschlagen wären, und in 24 ^{h} zu 24,000 ^{kgm} *) in runder Zahl.

In die Nervengeflechte des Herzens treten von aussen her verschiedene Nervenstämmchen ein, die sehr wahrscheinlich alle ihren eigentlichen Ursprung im verlängerten Marke nehmen. Einige derselben treten daraus hervor als Vagusfasern, resp. als Fasern des *accessorius*, die sich im Verlaufe dem Vagus anschliessen, um dessen Herzäste zu bilden; andere verlaufen zunächst im Rückenmarke abwärts, treten aus diesem am Halse aus und gehen zunächst zum sympathischen Grenzstrange über, von welchem sie sich an verschiedenen Stellen als sogenannte *rami cardiaci* des Sympathicus abzweigen. Die Reize, welche auf einigen dieser letzteren zum Herzen gelangen, summiren sich einfach zu den im Herzen selbst entstehenden normalen Reizen und werden nach den obigen Sätzen einfach die Thätigkeit des Herzens beschleunigen (*nervi accelerantes* siehe *g* Fig. 43 auf S. 294). Starke Erregungen dieser Nerven können eine namhafte Steigerung der Häufigkeit des Herzschlages zuwege bringen. Von wo aus diese Nerven im unversehrten Körper in der Regel erregt werden, ist nicht bekannt. Wahrscheinlich können sie unter Anderem erregt werden von höher gelegenen Centralstellen des Hirns aus, denn durch Gemüthsbewegungen kann bekanntlich der Herzschlag beschleunigt oder verstärkt werden (siehe die gestrichelte Bahn *b* Fig. 43 S. 294). Freilich kann diese Thatsache auch anders gedeutet werden, wie sich weiter unten zeigen wird. In tonischer Erregung scheinen sich die Beschleunigungsnerven des Herzens gewöhnlich nicht zu befinden, denn ihre Durchschneidung verzögert den Herzschlag nicht.

Aeusserst merkwürdig ist die Beziehung der Vagusäste, welche bestimmt sind, Erregungen vom verlängerten Marke ins Herz zu tragen (siehe punktirte Bahn *h* Fig. 43 S. 294). Werden sie gereizt, so wird der Herzschlag verzögert, „gehemmt“. Nach der herrschenden Anschauungsweise, welche die hemmenden Vorrichtungen in den Ganglienzellen sieht, müsste man annehmen, dass diese Fasern des

*) Die meisten neueren Autoren schlagen die Herzarbeit viel höher an, indem sie eine viel grössere Capacität der Herzventrikel zu Grunde legen, als hier im Texte geschehen ist. Jene Schätzungen belaufen sich bis zu 75000 ^{kgm}, so dass danach das noch nicht 0,3 ^{kgr} wiegende Herz in einem Tage etwa $^1/_4$ von der Arbeit sollte leisten können wie die ganze übrige Muskulatur des Körpers (siehe S. 57). Diese höchst erstaunliche Folgerung muss gegen die zu Grunde liegenden Annahmen Verdacht erregen, wenn man auch nicht bezweifelt, dass das Herz eine wesentlich grössere Leistungsfähigkeit besitzen mag als andere Muskeln.

Vagus mit den Ganglienzellen des Herzens verknüpft sind und auf ihre Zustände einwirken. Anatomisch ist übrigens dieser Zusammenhang nicht nachgewiesen. Bei manchen Thieren, namentlich bei Hunden, kann man durch starke Reizung der *nervi vagi* das Herz zu lange andauerndem diastolischen Stillstande bringen. Es gelingt sogar zuweilen, auf diesem Wege das Thier zu tödten. Bei anderen Thieren, z. B. bei Kaninchen und Fröschen, gelingt es meist nicht durch Vagusreiz, sehr lang andauernden Herzstillstand zu bewirken.

Die bei erregtem Herzvagus seltener gewordenen Herzschläge scheinen meist energischer als die häufigeren bei ungereiztem, wenigstens ist die Blutwelle allemal höher. Dies hat man wohl dahin gedeutet, dass eben durch die stärkere Spannung der Hemmungen das ganze ihnen zugeführte Reizquantum gleichsam aufgestaut würde uud mithin immer noch unvermindert in selteneren und darum stärkeren Entladungen zur Wirksamkeit käme. Dies dürfte aber doch nur in beschränktem Maasse richtig sein. Gewiss wird immer ein Theil der normalen Herzreize durch den Vagusreiz gänzlich ausgelöscht, namentlich dann, wenn dieser Reiz stark und dauernd ist. Dass die Blutwelle bei einem durch Vagusreiz verzögerten Herzschlage stets bedeutend ausgiebiger erscheint, hat wesentlich in mechanischen Nebenumständen seinen Grund. In den längeren Pausen nämlich hat der Ventrikel Zeit, sich anzufüllen, und umgekehrt hat das arterielle System Zeit, sich mehr zu entleeren, so dass der nun eingepresste Herzinhalt den vorhandenen Inhalt der Arterien um einen grösseren Bruchtheil vermehrt, was eine beträchtlicher Druckschwankung ergeben muss.

Dass die Herzäste des Vagus auch beim Menschen solche Hemmungsfasern enthalten, ist nicht blosser Analogieschluss. Bei manchen Individuen gelingt es durch Andrücken des Vagus an die Halswirbelsäule, diesen Nervenstamm mechanisch zu reizen, und dann schlägt das Herz langsamer.

Bei den meisten Säugethieren — wahrscheinlich auch beim Menschen — sind die in Rede stehenden Herzäste des Vagus im normalen Zustande in einer andauernden gelinden, in einer sogenannten „tonischen“ Erregung, welche ihnen an der Ursprungsquelle im Hirn beigebracht wird; der Beweis hierfür liegt in der Thatsache, dass Durchschneidung beider Vagi am Halse, wodurch diese Erregung in den peripherischen Theilen beseitigt werden muss, den Herzschlag beschleunigt. Bei Hunden ist diese Erscheinung sehr auffallend, weniger bei Kaninchen. Bei letzteren scheint demnach der Tonus der Hemmungsfasern nicht so stark zu sein. Im lebenden Thiere

und Menschen kann der Tonus möglicherweise auch durch Einflüsse von anderen Theilen des Nervensystems herabgesetzt werden, welche mit den Centralstellen der Hemmungsfasern des Vagus in Verbindung stehen. Auf diese Art könnte also auch, wie oben angedeutet wurde, die Beschleunigung des Herzschlages durch Gemüthsbewegungen erklärt werden.

Die Erregung der Hemmungsnerven des Vagus im Hirn kann auf sehr verschiedene Arten geschehen. Erstens können von anderen Gegenden des Cerebrospinalorganes Erregungen auf die Ursprungsstellen der Herzfasern des Vagus übertragen werden. Insbesondere kann von jeder sensiblen Faser aus reflectorisch eine Erregung jener Fasern stattfinden, daher starke Reizung irgend eines sensiblen Nerven den Puls verzögern kann — freilich tritt dieser Erfolg nicht immer ein, was indessen bei den sehr verwickelten Leitungen im Rückenmark und Hirn nicht auffallend ist. Besonders regelmässig werden die Erregungen gewisser aus den Eingeweiden stammenden centripetalen Nerven auf die Vaguscentra reflectirt. Vor Allem gehört hierher der sogenannte „*nervus depressor*", selbst ein Aestchen des Vagus, der zum Herzen geht (siehe punktirte Bahn *d* Fig. 43 S. 294). Er trägt aber nicht wie die Hemmungsfasern centrifugal Erregungen vom Hirn zu den Herzganglien, sondern er hat im Herzen reizaufnehmende Enden. Wenn diese gereizt werden, so reflectirt sich die zum Hirn getragene Erregung auf die Hemmungsfasern des Vagus und verzögert den Herzschlag. Auch in den Baucheingeweiden scheinen ähnliche Nervenfasern zu endigen (punktirte Bahn *o* Fig. 43 S. 294). Wenigstens kann man bei Fröschen den Herzschlag verzögern, wenn man die Baucheingeweide durch Klopfen mechanisch reizt. Es ist kaum zu bezweifeln, dass auch beim Menschen dieser Reflexmechanismus wirken kann, wie die Ohnmachtanfälle bei Stössen auf den Bauch zeigen.

Auch von den tiefer im Innern gelegenen Hirntheilen her können die Vaguscentra erregt werden, denn wir sehen bei leidenschaftlichen Seelenzuständen, z. B. bei Schreck oder Angst, oft den Puls verzögert. Solchen Seelenzuständen aber müssen doch wohl Erregungen in gewissen Hirnregionen entsprechen (punktirte Bahn *b* Fig. 43 S. 294).

Die Vaguscentra können auch an Ort und Stelle durch das in ihnen strömende Blut erregt werden, und zwar in zweierlei Art. Einmal nämlich bildet der Druck des Blutes ein reizendes Moment; daher schlägt das Herz um so langsamer, je höher der arterielle Blutdruck im Hirn steigt. Am leichtesten kann man sich hiervon bei Kaninchen überzeugen, bei denen man leicht durch die unverletzten Bauchdecken hindurch die Bauchaorta zusammendrücken kann.

Hierbei steigt, wie sich *a priori* sowohl als experimentell leicht beweisen lässt, der Blutdruck in der oberen Körperhälfte. Es wird nun dabei allemal eine sehr bedeutende Minderung der Pulsfrequenz beobachtet; dass diese lediglich durch Erregung des Vagus im Hirn zu Stande kommt, ist dadurch zu beweisen, dass jene Verzögerung des Herzschlages bei Aortenverschliessung nicht zu Stande kommt nach Durchschneidung der *nervi vagi* am Halse. Auf dieser Eigenschaft der Vaguscentra beruht die am Menschen schon längst beobachtete Erscheinung, dass der Puls in aufrechter Körperstellung stets etwas häufiger ist als in liegender, denn in der letzteren muss der Blutdruck im Kopfe etwas höher sein als in aufrechter. Auch die Beschaffenheit des Blutes kann in den Vaguscentren einen Reiz abgeben, wenn dieselbe nämlich über den normalen Grad hinaus venös wird. Hierauf beruht die ganz beträchtliche Verzögerung des Herzschlages beim Ersticken.

Die teleologische Bedeutung dieses merkwürdigen Verhaltens des Vaguscentrums zu Blutdruck und Blutbeschaffenheit ist einleuchtend. Dadurch, dass der Blutdruck den Vagus reizt, schützt sich gleichsam das Hirn selbst vor übermässigem Blutdruck, indem es dem den Blutdruck unterhaltenden Herzen einen Zügel anlegt. Dadurch, dass allzu venöse Beschaffenheit des Blutes die Vaguscentra reizt, werden die Kräfte des Herzens bei Erstickungsgefahr geschont. Man hat in der That bemerkt, dass ein Thier schneller erstickt, nachdem die *nervi vagi* am Halse durchschnitten sind, als bei unversehrten *nervi vagi*. In jenem Falle nämlich, wo natürlich das Herz mit unverminderter Häufigkeit weiter schlägt, erschöpft es sich rasch und steht dann stille, womit das Leben unwiederbringlich verloren ist. Dass wir während des Lebens fast immer tonische Erregung in den Hemmungsfasern des Vagus vorfinden, rührt wohl daher, dass von den vorstehend aufgezählten natürlichen Reizen ihres Centrums stets grössere oder geringere Quantitäten wirksam sind.

III. Gefässnerven.

Die motorischen Nerven für die glatten Muskelfasern der Blutgefässwände haben ihren eigentlichen Ursprung in einer beschränkten Stelle des Hirns, dem sogenannten „Gefässnervencentrum“. Bei Kaninchen liegt dasselbe erwiesenermassen ein wenig hinter den Vierhügeln und vor dem *calamus scriptorius*. Von hier gehen die motorischen Gefässnervenfasern anfangs im verlängerten Marke und Rückenmarke abwärts und verlassen dasselbe in den vorderen Spinalwurzeln, um sich den *rami communicantes* des Sympathicus anzuschliessen.

Mit den verschiedenen Geflechten des sogenannten Sympathicus gelangen sie dann in die verschiedenen Provinzen des Gefässsystems. In den oberen Partien des Halsmarkes wird man daher mit einer geeigneten elektrischen Reizung sämmtliche motorischen Gefässnerven auf einmal erregen können. In der That sieht man bei Ausführung einer solchen Reizung alle Gefässe des Körpers sich contrahiren und demgemäss den Druck des Blutes in den Arterien ausserordentlich steigen, indem die contrahirten Wände einen stärkeren Druck auf die darin enthaltene Flüssigkeit ausüben. Man kann den Sachverhalt auch so ausdrücken: Wenn bei gleicher Häufigkeit und Ergiebigkeit der Herzpumpe sämmtliche Gefässe enger sind, so wird ein höherer Druck im arteriellen Systeme erfordert, um die gleiche Blutmenge in der Zeiteinheit durchzutreiben (siehe S. 280). Bei diesem Versuche wird am besten das Thier curarisirt, um die störenden Einflüsse von Muskelbewegungen auszuschliessen. Selbstverständlich muss alsdann die Athmung künstlich erhalten werden. Wenn man dabei einzelne Arterien genau ins Auge fasst, so bemerkt man, dass sich ganz besonders die Gefässe der Haut und der Baucheingeweide contrahiren, weit weniger die Gefässe der Muskeln. Durch diese wird also bei Reizung der sämmtlichen Gefässnerven der Blutstrom eher beschleunigt als verzögert. Wie unentbehrlich für den Organismus es ist, gerade in der Haut und den Baucheingeweiden die Blutfülle zwischen sehr weiten Grenzen verändern zu können, wird bei Untersuchung der Resorption und der Wärmeregulirung einleuchten.

Durchschneidung des Halsmarkes ohne Reizung hat bei allen Säugethieren, welche in dieser Richtung untersucht sind, eine ganz bedeutende Minderung des arteriellen Blutdruckes zur Folge, welcher bis auf 20^{mm} Quecksilber heruntergehen kann. Hieraus geht hervor, dass im Verlaufe des normalen Lebens die Gefässmuskulatur in einer dauernden tonischen Zusammenziehung begriffen ist, die durch Erregung von Seiten des Gefässnervencentrums hervorgerufen wird, so dass sie eben aufhört, sowie die motorischen Gefässnerven von dieser Erregungsquelle abgetrennt sind. Welcher Einfluss den eigentlichen Reiz für die tonische Erregung des Gefässnervencentrums abgiebt, ist noch nicht mit Sicherheit ermittelt, jedoch kennt man verschiedene Einflüsse, welche daselbst allgemeine Erregung hervorrufen können. Vor allem ist experimentell erwiesen, dass jede starke (schmerzhafte) Reizung sensibler Hautstellen oder sensibler Nervenstämme, sowie auch directe Reizung der hinteren Rückenmarksstränge, das Gefässnervencentrum in erhöhten allgemeinen Erregungszustand versetzt, was sich eben durch Erhöhung des Blutdruckes bei solchen Reizungen zu erkennen giebt. Ferner ist experimentell erwiesen, dass venöse

Beschaffenheit des im Hirn strömenden Blutes das Gefässnervencentrum in erhöhte Thätigkeit versetzt, denn beim Ersticken eines Thieres steigt ebenfalls der arterielle Blutdruck bedeutend an. Alle diese Reize wirken aber in gewissem, wenn auch geringem Maasse fortwährend im Leben und können also den beständigen Tonus wohl erklären.

Im Gefässnervencentrum bestehen auch Hemmungsvorrichtungen, welche sowohl die regelmässigen tonischen, als auch die blos zeitweise anlangenden Erregungen von den motorischen Gefässnerven abhalten und damit den Tonus der Gefässmuskulatur herabsetzen können. Diese Hemmungsvorrichtungen stehen in einer sehr merkwürdigen Beziehung zu dem vorhin schon (siehe S. 286) unter dem Namen des „*n. depressor*“ erwähnten Vagusaste. Wird nämlich dieser Nerv, resp. der centrale Stumpf des durchschnittenen Nerven gereizt, so sinkt der Blutdruck selbst dann, wenn durch Abschneiden auch der anderen Herzäste des Vagus dafür gesorgt ist, dass die reflectorische Verlangsamung der Herzschläge nicht mehr zu Stande kommt. Diese Wirkung, welcher der Nerv seinen Namen verdankt, kann nur darauf beruhen, dass seine Erregung, zum Hirn aufsteigend, hier die Hemmungen im Gefässnervencentrum verstärkt und mithin eben den Tonus der Gefässe herabsetzt. Sollte sich erweisen lassen, dass die peripherischen Enden des *n. depressor* etwa im Endocardium durch Druck gereizt werden, so hätten wir in diesem Nerven eine sehr zweckmässige Einrichtung, durch welche das Herz sich selbst vor allzu hohem Drucke sichert.

Vom Gefässnervencentrum brauchen keineswegs immer alle Theile in gleichem Grade der Thätigkeit zu sein. Vielmehr stehen ohne Zweifel die einzelnen Theile desselben mit den einzelnen Provinzen des Gefässsystems in gesonderter Verbindung, und es kann zu derselben Zeit die Erregung im einen Theil gross, im andern klein und damit der Tonus in den verschiedenen Gefässprovinzen sehr verschieden sein. Zu einer andern Zeit ist dann vielleicht in den Provinzen der Tonus klein, wo er vorher gross war, und umgekehrt. Davon kann man sich schon ohne Versuche an Thieren am eigenen Körper überzeugen, indem man namentlich von der Haut bald diesen, bald jenen Theil mit Blut strotzend gefüllt, bald leer sieht. Offenbar werden die partiellen Erregungen des Gefässcentrums hauptsächlich durch centripetale peripherische Nerven hereingetragen, welche von den betreffenden Leibesorganen ausgehen; allein es ist hierüber noch nichts Sicheres festgestellt, da man bis jetzt bei Reizung sensibler Nerven stets eine allgemeine Erregung des Gefässnervencentrums beobachtet hat (siehe S. 288). Das Erbleichen der Haut oder einzelner Theile derselben bei Gemüthsbewegungen beweist, dass auch

von gewissen, allerdings nicht angebbaren Theilen des Hirns, welche eben die Sitze dieser Gemüthsbewegungen sind, Nervenbahnen zum Gefässnervencentrum treten, deren Erregung im letzteren auf bestimmte motorische Gefässnerven reflectirt wird (gestrichelte Bahn *a* Fig. 43 S. 294).

Ebenso wie es partielle Erregung giebt, kann auch in jedem Theile des Gefässnervencentrums besonders die Hemmung verstärkt werden, so dass in einzelnen Gefässen für sich der Tonus nachlässt. In dieser Beziehung hat man oft, wenn auch nicht ganz regelmässig, die Beobachtung gemacht, dass Reizung eines sensiblen Nervenstammes die Gefässe der Gegend erschlafft, zu welcher er gehört, während die Gefässe des Körpers im Allgemeinen, wie schon mehrfach erwähnt, sich zusammenziehen. Sehr schön gelingt meistens, diese Erscheinung zu zeigen am Kaninchenohr. Bei centripetal geleiteter Reizung des sensiblen *n. auricularis* nämlich sieht man die Gefässe des Ohres sich strotzend mit Blut füllen. Oft geht der Anfüllung noch ein momentanes Erbleichen voraus. Auch an anderen Stellen des Körpers wurde dieselbe Erscheinung beobachtet. Die Zweckmässigkeit einer solchen Einrichtung, die bei vielen pathologischen Processen wohl eine bedeutende Rolle spielen dürfte, leuchtet ein. Vermehrter Blutzufluss zu dem gereizten Organ kann ja oft die Reizursache, z. B. die ätzende Substanz, wegschaffen, oder sonst den Heilungsprocess einer Störung ermöglichen oder fördern. Auch von höher oben im Hirn gelegenen Centren können ins Gefässnervencentrum Erregungen gelangen, deren Erfolg eine partielle Hemmung des Tonus im Gefässsystem ist. Ein positiver Beweis für diesen Satz liegt in der allgemein bekannten Thatsache des partiellen Erröthens in Folge von Gemüthsbewegungen (punktirte Bahn *a* Fig. 43 S. 294).

Auf künstlichem Wege gelingt es natürlich leicht, in einem einzelnen Gefässgebiete den Tonus zu vermehren, wenn man die zu demselben gehenden besonderen sympathischen Nervenstämme reizt, etwa auf elektrischem Wege. So kann man z. B. das Kaninchenohr vollständig erbleichen machen, wenn man den Grenzstrang des Sympathicus am Halse reizt, durch welchen hindurch die Gefässnerven zu den Aesten der Carotis gelangen. Ebenso kann man durch Zerschneidung eines solchen sympathischen Stämmchens dem betreffenden Gefässgebiete ausschliesslich die tonischen Erregungen des Gefässnervencentrums entziehen, so dass die Gefässe dieses Gebietes sich ausdehnen und füllen. So sieht man das Kaninchenohr sich lebhaft röthen, wenn man den Halssympathicus durchschneidet, welcher ihm die motorischen Gefässnerven zuführt.

Der Nachlass des Tonus in einem Gefässgebiete, dessen sympathische Nerven durchschnitten sind, ist aber meist nur eine vorübergehende Erscheinung. Oft sieht man schon nach einigen Minuten die Gefässe sich wieder zusammenziehen. Daraus ist zu schliessen, dass den Gefässnerven nicht blos im Hirn, sondern auch im peripherischen Verlaufe normale Reize zugeführt werden können. Die Möglichkeit hiervon dürfte wohl dadurch gegeben sein, dass die Gefässnerven nicht einfache Nervenfasern sind, welche wie die motorischen Nervenfasern der Skeletmuskeln ununterbrochen vom Cerebrospinalorgan zu ihrer letzten peripherischen Endigung verlaufen. In die Bahnen der Gefässnerven sind vielmehr stellenweise Ganglienzellenhaufen eingestreut. Man kann sich demgemäss vorstellen, dass jede Gefässnervenfaser an verschiedenen — Stellen auch an Stellen ihres peripherischen Verlaufes — durch Ganglienzellen mit anderen Nervenfasern in Verbindung tritt, welche Erregung auf sie übertragen. In solchen peripherischen Ganglienzellen können wahrscheinlich auch hemmende Wirkungen ausgeübt werden. Einen besonders merkwürdigen Fall der Art, welcher experimentell genauer untersucht ist, bildet die Erection des Penis. Wenn man beim Hunde gewisse Aeste des *plexus sacralis* durchschneidet und ihre peripherischen Stümpfe, die noch mit dem Penis zusammenhängen, elektrisch reizt, so tritt die Erection ein, d. h. die *corpora cavernosa* füllen sich unter hohem Druck mit Blut an. Offenbar kann diese Erscheinung nur folgendermassen gedeutet werden. Die feinen Verzweigungen der Arterien des Penis befinden sich regelmässig in starker tonischen Erregung, so dass ihre Lichtung fast geschlossen ist. Es kann daher nur wenig Blut durch sie hindurchsickern, und in den sie fortsetzenden venösen Räumen der *corpora cavernosa* ist der Blutdruck äusserst niedrig, die Anfüllung gering. Kommt jetzt von den vorhin genannten Nerven Erregung zu den Ganglien der Gefässnerven des Penis, so wird hier eine hemmende Wirkung ausgeübt, welche die tonische Erregung nicht mehr zu den Arterienwänden gelangen lässt. Die Arterien erweitern sich dadurch und das Blut kann sich in mächtigem Strome in die venösen Räume der *corpora cavernosa* ergiessen, diese unter hohem Drucke füllen und ausdehnen. Aehnliche venösen Einrichtungen scheinen auch in anderen Organen zu bestehen. Nur kommt es nicht zu so augenfälligen Erscheinungen, weil die besonderen Gefässeinrichtungen fehlen. Diese relative Selbständigkeit der Gefässwände, vermöge deren Tonus und Hemmung durch rein locale Ursachen gesteigert und vermindert werden kann, ist bei manchen Thieren stellenweise so hoch entwickelt, dass periphere Gefässabschnitte sich ähnlich dem

Herzen rhythmisch zusammenziehen und erschlaffen. So zeigen die Venen der Fledermausflughaut regelmässige Pulsation, und es dauert dieselbe auch am abgeschnittenen Flügel noch fort — ja, wenn man einen künstlichen Blutstrom durch die Arterien des abgeschnittenen Flügels leitet, kann man sie zwanzig Stunden lang beobachten. Hier müssen also offenbar die Ursachen wechselnder Erregung und Ruhe auf periphere Gewebstheile direct wirken, seien dies nun periphere Nervenapparate oder die Muskelfasern selbst. Wie gesagt, sind solche Einrichtungen wahrscheinlich ganz allgemein, nur functioniren sie nicht überall mit gleicher Regelmässigkeit.

Es ist nach dem Seite 114 ff. entwickelten Bauplane des Rückenmarkes von vornherein sehr unwahrscheinlich, dass die Gefässnerven von ihrem Centrum im verlängerten Marke an das Rückenmark ganz isolirt und nicht von Ganglienzellen unterbrochen durchlaufen sollten. Vielmehr ist nach Analogie mit anderen Bahnen des Rückenmarkes anzunehmen, dass auch die Gefässnervenbahnen desselben in ihm in Ganglienzellen enden, aus welchen erst die peripherischen Gefässnerven mittelbar entspringen und in welchen andererseits sensible oder sonstige Nervenfasern mit ihnen verknüpft sind und reflectorisch auf dieselben wirken können. Längere Zeit hindurch wurde dies gleichwohl in Abrede gestellt auf Grund der oben erwähnten Thatsache, dass Durchschneidung des Halsmarkes sofort dem Tonus und der reflectorischen Erregbarkeit der Gefässmuskulatur ein Ende macht. Neuere Versuche haben aber dargethan, dass der gewaltige Eingriff des Durchschneidens die zarten reflectorischen Apparate des Rückenmarkes zeitweise lähmt. Erhält man ein Thier mit durchschnittenem Marke längere Zeit am Leben oder tödtet man das Gefässnervencentrum auf weniger gewaltsame Weise durch partielle Erstickung, so kann man deutlich sehen, dass im Rückenmarke von sensiblen Nerven auf die motorischen Gefässnerven ebenfalls reflectorisch gewirkt werden kann, und zwar treten dabei namentlich auch einseitige und partielle Reflexe auf. Die Gefässnervenbahnen machen demnach keine Ausnahme von den allgemeinen anatomischen Regeln über die Verknüpfung der Rückenmarkselemente.

Noch ein Gefässnerv verdient besondere Erwähnung, weil er auf den arteriellen Blutdruck im Allgemeinen einen grossen Einfluss hat. Es ist dies der *n. splanchnicus.* Er führt die sämmtlichen Nervenfasern, welche die Gefässe der Baucheingeweide beherrschen. Da diese Gefässe ein sehr geräumiges Gebiet darstellen, so kann darin, wenn der Tonus ihrer Wände nachlässt, ein grosser Theil der gesammten Blutmasse Platz finden. Wenn man daher die *nervi splanch-*

nici eines Thieres durchschneidet, so sinkt der arterielle Blutdruck beinahe in demselben Maasse, wie wenn das Halsmark durchschnitten wird und umgekehrt steigert Reizung der *nervi splanchnici* den arteriellen Blutdruck sehr bedeutend.

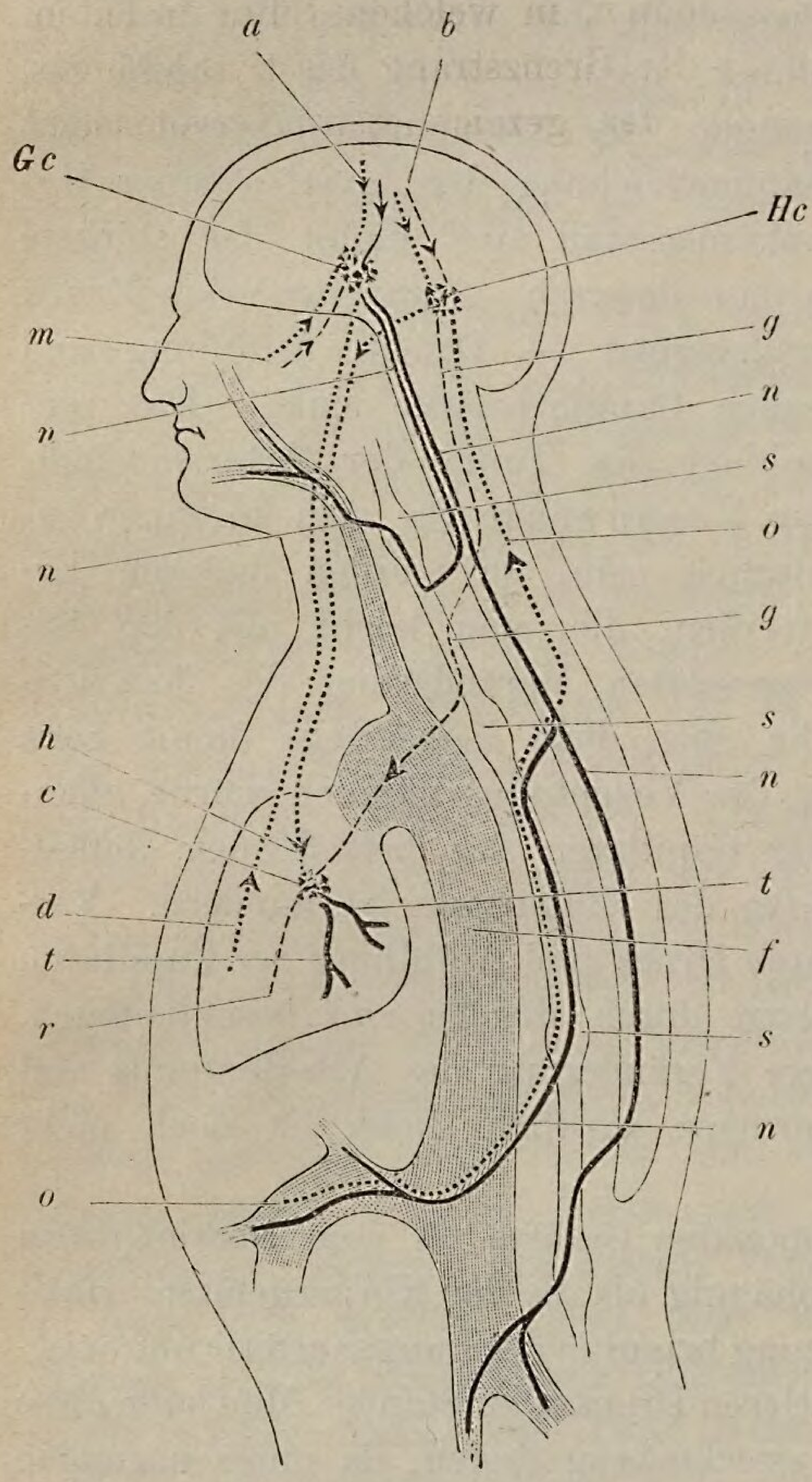
Wenn es auch selbstverständlich ist, mag hier noch ausdrücklich bemerkt sein, dass die Steigerung oder Minderung des Tonus in einem einzelnen kleinen Gefässgebiete den arteriellen Blutdruck im Ganzen nicht merklich beeinflusst, denn es wird durch solche beschränkten örtlichen Aenderungen der Gesammtwiderstand nicht erheblich verändert. Die Zusammenziehung der Arterien einer Gefässprovinz verlegt den Hauptwiderstand und damit das stärkste Gefälle vor die Capillaren, so dass dadurch — unveränderten Druck in den grossen Arterien vorausgesetzt — Druck, Anfüllung und Stromstärke in dem betreffenden Capillarbezirke sinkt. Das umgekehrte bewirkt lokaler Nachlass des Tonus der Arterienwände. Sollte vielleicht der Tonus der Venenwände für sich in einer beliebigen Gefässprovinz veränderlich sein, so würden dadurch Erscheinungen hervorgebracht werden, die man leicht mit den Erscheinungen bei der entgegengesetzten Veränderung des Arterientonus verwechseln könnte, die aber doch keineswegs damit ganz einerlei wären. Vergrösserung des Venentonus nämlich würde offenbar Druck und Anfüllung der Capillaren der betreffenden Gefässprovinz steigern, aber die Stärke des Blutstromes vermindern. Verkleinerung des Venentonus würde Druck und Anfüllung der Capillaren herabsetzen, aber den Blutstrom durch die Provinz beschleunigen. Ob es eine solche unabhängige Veränderung des Arterientonus und Venentonus derselben Gefässprovinz wirklich giebt, ist noch nicht festgestellt.

Die Muskulatur der pulmonalen Gefässe ist vom Nervensystem in weit geringerem Maasse abhängig als die der Körpergefässe. Halsmarkdurchschneidung und Reizung bringt in der Lungenarterie nur unbedeutende Aenderungen des mittleren Druckes zu Stande. Man kann diese relative Unabhängigkeit nur zweckmässig finden, da unter normalen Verhältnissen für den Organismus nie ein Bedürfniss entstehen kann, den Blutstrom auf den einen oder den andern Theil der Lunge zu concentriren, und eine Zusammenziehung aller Lungengefässe nur einen störenden Widerstand setzen würde.

Die Figur 43 giebt ein übersichtliches Bild vom ganzen Zusammenhange der Herz- und Gefässinnervation, soweit man sich ein solches aus den bis jetzt vorliegenden experimentellen Daten machen kann. Man erkennt den Umriss eines menschlichen Kopfes und Rumpfes, ferner den darin eingezeichneten Umriss des Cerebrospinal-

organes, des Herzens und des daran sich anschliessenden Arteriensystemes, dessen Fläche leicht schattirt ist. Im Hirnumfange sind zwei Ganglienzellenhaufen angedeutet, der bei *Gc* soll das Gefässnervencentrum (siehe S. 287), der bei *Hc* das Herznervencentrum vorstellen. Im Herzumfange ist bei *c* ein Ganglienzellenhaufen eingezeichnet, das unmittelbare Centrum der Herzbewegung (siehe S. 281. Die Nervenfasern sind durch dicke ausgezogene, punktirte und gestrichelte Linien dargestellt. Die ausgezogenen Linien bedeuten in Muskelfasern endende, also eigentlich motorische Nervenfasern, *t t* sind die vom intracardialen Centrum ausgehenden motorischen Herznervenfasern (siehe S. 281), *n n n* sind die von *Gc* ausgehenden motorischen Gefässnerven oder vasoconstriktorischen Fasern (siehe S. 287). Durch punktirte Linien sind Nervenfasern dargestellt, welche zur Leitung nach Centralorganen hin bestimmt sind und deren Erregung schliesslich eine Hemmung von Bewegung zur Folge hat. Solche Fasern gehen von höher gelegenen Stellen des Hirns (*a* und *b*) zu *Gc* und *Hc* (siehe S. 284 u. 290),

Fig. 43.



von einer sensiblen Hautstelle *m* nach *Gc* (siehe S. 290), vom Herzen in der Bahn des Vagus zu *Gc* der *n. depressor d* (siehe S. 286), von *Hc* nach *c* die Hemmungsfasern des Vagus *h* (siehe S. 284), von den Eingeweiden nach *Hc* die Reflexhemmungsfasern *o o* (siehe S. 286). Gestrichelte Linien stellen zur Leitung nach den Centren hin bestimmte Fasern dar, deren Erregung schliesslich Anregung oder Vermehrung von Bewegung bewirkt. Dahin gehören die allerdings nicht näher bekannten Fasern *r*, welche den hypothetischen

normalen Reiz ins intracardiale Centrum tragen (siehe S. 282) und die von *Hc* nach *c* gehenden Beschleunigungsnerven des Herzens *g* (siehe S. 284). Ferner gehen gestrichelte Linien von den höheren Centralstellen *a* und *b* nach *Gc* (siehe S. 290), und *Hc* (siehe S. 284), sowie eine von der sensiblen Hautstelle *m* nach *Gc* (siehe S. 288). Die gestrichelten und punktirten Linien sind an passenden Stellen mit Pfeilspitzen versehen, um anzudeuten, in welchem Sinne zu leiten sie bestimmt sind. Unter *sss* ist der Grenzstrang des Sympathicus angedeutet, dem sich verschiedene der gezeichneten Nervenfasern stellenweise anschliessen.

7. Abschnitt. Athmung.

1. Capitel. Gasaustausch des Blutes mit der Lungenluft.

In dem Abschnitte über die Blutgase haben wir schon gesehen, dass sich das Blut der Venen von dem der Arterien wesentlich unterscheidet (siehe S. 251) durch verschiedenen Gehalt an auspumpbarem Sauerstoff und Kohlensäure, und zwar fanden wir in 100 $_{cm}^{3}$ arteriellen Blutes etwa 19,2 $_{cm}^{3}$ O_2 und 40 $_{cm}^{3}$ CO_2, in 100 $_{cm}^{3}$ venösen etwa 11,9 $_{cm}^{3}$ O und 45,3 $_{cm}^{3}$ CO_2, die Gase gemessen bei 760 ^{mm} Quecksilber Druck und 0° Temperatur.

Das an leicht gebundenem Sauerstoff also verarmte Blut der Venen ist nun nicht im Stande, in demselben oder einem andern Organe des Körpers noch einmal zu functionieren, es muss, ehe es abermals in die Blutgefässe des Körpers gelangt, eine Aenderung erleiden, die ihm die arterielle Beschaffenheit wiederum beibringt. Diese Aenderung erleidet es in der Lunge. In der That geht ja alles Blut, was durch die Körpervenen zum Herzen zurückströmt, vom rechten Ventrikel durch die Lungen zum linken Vorhof, ehe es wiederum vom linken Ventrikel in die Körpergefässe getrieben wird. In der Lunge muss also das Blut Kohlensäure abgeben und Sauerstoff aufnehmen, und zwar sieht man aus den soeben wiederholten Zahlen, wie viel ungefähr, da ja factisch das venöse Blut wieder in arterielles verwandelt wird. Es müssen nämlich je 100 $_{cm}^{3}$ Blut beim Durchgang durch die Lunge etwa 19,2—11,9, d. h. 7,3 $_{cm}^{3}$ Sauerstoff aufnehmen und etwa 45,2—40,0, d. h. 5,3 $_{cm}^{3}$ Kohlensäure verlieren.

Die Veränderung, welche das Blut in der Lunge erleidet, ist sonach eine ähnliche, als wenn man venöses Blut mit Luft resp. mit reinem Sauerstoff schüttelt. Thut man nämlich dies, so oxydirt sich sein Hämoglobin vollständig, das Blut wird hellroth und andererseits geht Kohlensäure aus dem Blute fort. Diese Aehnlichkeit kann nicht auffallen, da ja das Blut beim Durchgange durch die Lungencapillaren in fast unmittelbare Berührung mit der in den Lungen-

bläschen enthaltenen Luft kommt. Dies ergiebt sich unmittelbar aus den bekannten anatomischen Anordnungen der Gefässe in der Lunge. Die Capillarverzweigungen der Lungenarterien liegen nämlich in den Wänden der mit Luft gefüllten Lungenbläschen, und es scheint sogar das Epithel, welches diese Bläschen innen auskleidet, an den von Capillaren eingenommenen Stellen besonders dünn zu sein. Das Blut ist also hier fast nur durch die ausserordentlich zarte und wohl durchfeuchtete Capillargefässwandung von der Luft geschieden, so dass ein Diffusionsstrom von Gasen fast keinen Widerstand findet.

Wahrscheinlich spielen die Gewebstheile der Lunge selbst beim Athmungsprocesse keinerlei active Rolle. Ihre Anordnung hat eben nur den Zweck, in der soeben angedeuteten Weise das Blut in sehr ausgedehnte Berührung mit der Luft zu bringen. Man hat nämlich beobachtet, dass Hundeblut von normaler venöser Beschaffenheit an ein abgegrenztes Luftvolum, womit es geschüttelt wird, mindestens ebensoviel Kohlensäure abgeben kann (3 bis 4%) als an die Luft in den Lungen, wenn es diese durchströmt. Andererseits kann es auch beim Schütteln mit Luft reichlich ebenso viel Sauerstoff aufnehmen, als es in den Lungen aufnimmt. Bei Versuchen hierüber muss man natürlich sehr darauf achten, dass man das Verhalten gleichartiger Blutmengen vergleicht. Um z. B. zu erfahren, wie stark das normale venöse Blut die Lungenluft mit Kohlensäure zu beladen im Stande sei, darf man nicht etwa einem Thiere die Trachea zuschnüren und nach der Erstickung die Lungenluft auf ihren Kohlensäuregehalt prüfen. Dieser kann bis auf 15% steigen. In einem solchen Falle ist aber eben auch ein an Kohlensäure abnorm reiches Blut, nämlich Erstickungsblut, mit der Lungenluft in Berührung gewesen. Auch wenn ein Mensch über eine Minute die Luft in den Lungen gewaltsam zurückhält, nimmt wahrscheinlich das Blut schon eine übertrieben venöse Beschaffenheit an und der Gehalt der später ausgeathmeten Luft an Kohlensäure ist grösser als derjenige, welchen normal venöses Blut der Luft höchstens mittheilen kann. In der That erreichte in einem derartigen Versuche der Kohlensäuregehalt der 100 Secunden zurückgehaltenen Luft 7,5%. Den wahren Maximalgehalt an Kohlensäure, welchen das normal venöse Blut der Lungenluft beizubringen im Stande ist, kann man nur erfahren, wenn man im Uebrigen den Respirationsprocess ungehindert gehen lässt, nur einen Theil der Lunge absperrt und die darin enthalten gewesene Luft auf ihren Gehalt an Kohlensäure untersucht. Dieser findet sich alsdann nach mehrere Minuten langer Berührung der Luft mit dem Blute beim Hunde zu etwas über 3%. Beim Menschen, dessen Respiration weniger lebhaft ist, würde man wahr-

scheinlich einen grösseren Werth finden, der aber schwerlich 5% übertreffen dürfte. Man sieht also, dass das Lungengewebe nicht eine besondere absondernde oder austreibende Kraft auf die Kohlensäure ausübt. Auf S. 250 ist schon angeführt, wie es denkbar ist, dass die Blutflüssigkeit aus einer kohlensäurereichen Umgebung (in den Körpercapillaren) Kohlensäure aufnehmen und an eine kohlensäurearme — Lungenluft — Kohlensäure abgeben kann. Der Sauerstoffgehalt eines abgesperrten Theiles der Lungenluft sinkt bis auf 3,6% herunter.

Dass der Gasaustausch des Blutes mit der Luft in den Lungen sehr viel schneller geschieht, als beim Schütteln desselben mit Luft ausserhalb des Körpers, beweisst auch nicht die Wirksamkeit besonderer Kräfte in den Lungen. Es ist dies leicht begreiflich, wenn man an die Grösse der Berührungsfläche zwischen Blut und Luft in den Lungen denkt, die auf 200_{m}^{2} geschätzt wird. Solche Berührungsflächen kann man natürlich in künstlichen Versuchen nicht herstellen.

Die unter normalen Verhältnissen vom Menschen ausgeathmete, also nur wenige Secunden in der Lunge zurückgehaltene Luft enthält meist etwa 4% Kohlensäure und nur noch etwa 16% Sauerstoff. Sie ist also den vorstehenden Angaben zufolge zwar an letzterem Stoffe noch nicht so arm, um nicht noch mehr davon an das Blut abgeben zu können, aber sie ist an Kohlensäure schon nahezu so reich, dass sie nicht mehr viel aus normal venösem Blute aufnehmen könnte. Sie ist also wenigstens in einer Beziehung nicht mehr tauglich den Umwandlungsprocess des Blutes ferner zu unterhalten und muss nothwendig durch andere kohlensäurefreie Luft ersetzt werden. Diese Betrachtung zeigt von vornherein, dass bei den Säugethieren ein besonderer Mechanismus erforderlich ist, welcher für eine periodische Erneuerung der in den Lungen enthaltenen Luft sorgt.

2. Capitel. Mechanismus der Athembewegungen.

Die Lunge stellt mechanisch betrachtet einen äusserst dehnbaren elastischen Sack dar. Er ist freilich in viele Tausende von bläschenartigen Fächern getheilt. Diese stehen aber alle mit der Trachea und somit auch untereinander im Zusammenhang. In die Wände der feinsten Bronchien oder Luftröhrenzweige und der Lungenbläschen sind zahlreiche glatte Muskelfasern eingewebt. Die Lunge kann sich daher auch activ zusammenziehen, wovon man sich durch elektrische Reizug ihres Gewebes überzeugen kann. Sie füllt alle Theile des Brustraumes, welche nicht durch andere Organe, wie z. B. Herz, grosse Gefässe etc., schon eingenommen sind, vollständig aus. Ihre

Wand ist aber an die Brustwand nirgends angewachsen, vielmehr liegt ihr glatter seröser Ueberzug (*pleura pulmonalis*) leicht beweglich an der glatten serösen Auskleidung der Brustwände (*pleura parietalis*). Diese letzteren sind, wie die Anatomie lehrt, durch Muskeln beweglich, und zwar ist die Möglichkeit gegeben, dass der Rauminhalt des Brustkorbes abwechselnd vergrössert und verkleinert werden kann. Die Erweiterung des Raumes geschieht erstens durch Zusammenziehung des Zwerchfelles, indem dabei wesentlich die muskulösen Theile desselben sich durch Gradstreckung von der Brustwand abheben und die Lungen in die so gewonnenen keilförmigen Räume herabsteigen können. Zweitens kann Erweiterung stattfinden durch Erhebung sämmtlicher Rippen. Dabei wird der Durchmesser von vorn nach hinten und von rechts nach links vergrössert. Welche Muskeln in diesem Sinne wirken können, lehrt die Anatomie. Bei gewöhnlicher Athmung werden keineswegs alle in Thätigkeit gesetzt, vielmehr wird die Erweiterung des Brustraumes meist nur durch das Zwerchfell und die *intercostales externi* bewerkstelligt. Es ist ein weit verbreiteter Irrthum, dass beim männlichen Geschlechte die gewöhnliche Einathmung vorwiegend oder ausschliesslich durch Zusammenziehung des Zwerchfelles bewerkstelligt werde. Um ihn zu widerlegen, braucht man nur die Vergrösserungen, welche die verschiedenen Brustdurchmesser bei der gewöhnlichen seichtesten Einathmung erleiden, zu messen. Es zeigt sich dabei erstens, dass die Querdurchmesser von rechts nach links mehr vergrössert werden als die Durchmesser von vorn nach hinten, und zweitens dass die Vergrösserung aller Durchmesser in den verschiedenen Höhen von unten an bis zur vierten Rippe hinauf ziemlich gleich sind. Noch weiter oben zwischen den Schultern können die Querdurchmesser und ihre Veränderungen natürlich nicht mehr gemessen werden. Eine solche bis weit hinauf ziemlich gleichmässige Erweiterung des Brustraumes kann aber die Zusammenziehung des Zwerchfells allein nicht bewirken. Das lässt sich schon aus der anatomischen Lage dieses Muskels folgern Es lässt sich aber auch durch ganz directe Beobachtung beweisen. Bei einiger Uebung in der Beherrschung seiner Muskeln kann man nämlich leicht das Zwerchfell ganz isolirt contrahiren und zur Einathmung verwenden. Thut man dies, so erweitert sich der Brustraum keineswegs in der soeben als normal beschriebenen Weise. Es vergrössert sich vielmehr blos der Brustdurchmesser von vorn nach hinten, und zwar in ergiebiger Weise nur ganz unten. Die Querdurchmesser werden dagegen selbst unten merklich verkleinert. Ausserdem wird bei reiner Zwerchfellinspiration der Bauch bedeutend stärker vorgetrieben als bei der normalen Inspiration. Man wird also

behaupten können, dass bei der normalen Einathmung des Menschen das Zwerchfell nur wenig oder gar nicht herabsteigt. Die Anspannung seiner Fasern ist jedoch für jede normale Einathmung unerlässlich, weil ohne diese bei Erweiterung des Brustraumes durch die anderen Einathmungsmuskeln, das Zwerchfell in die Höhe gesaugt werden würde. Zu den allerangestrengtesten Erweiterungen des Brustraumes tragen dann noch andere Muskeln bei, welche vermöge ihrer anatomischen Lagerung die obersten Rippen und das Brustbein heben, namentlich die *musculi scaleni* und *sternocleidomastoidei*.

Verengerung des Brustraumes können vorzugsweise die Bauchmuskeln bewirken, indem sie einmal die Baucheingeweide und dadurch das Zwerchfell hinaufdrängen, und dann, indem sie das Sternum mit den Rippen herabziehen. Ohne Zweifel haben aber auch die *musculi intercostales interni* exspiratorische Wirkung. Schon die geometrische Analyse der anatomischen Verhältnisse zeigt, dass bei Senkung der Rippen die Ursprünge und Ansätze der Fasern dieser Muskeln einander genähert werden, dass sie also Antagonisten der *intercostales externi* sind, so oft dies auch in den letzten hundert Jahren bestritten worden ist. Neuerlichst will man übrigens auch am Hunde direct beobachtet haben, dass ein isolirtes Rippenpaar, von dem alle übrigen Muskeln abpräparirt waren, rhythmische Zusammenziehung der *intercostales interni* in der Phase der Exspiration zeigt. Besser als durch vivisectorische Beobachtungen dürfte aber die exspiratorische Wirkung der *intercostales interni* bewiesen werden durch eine Erscheinung, die man am eigenen Körper leicht beobachten kann. Hat man sich nämlich in der willkürlichen Beherrschung seiner Athemmuskulatur geübt, so kann man jeden Augenblick eine kräftige active Exspiration hervorbringen ohne die allermindeste Anspannung der Bauchmuskeln. Bei geschlossenen Luftwegen kann man durch eine solche Exspirationsanstrengung einen Druck hervorbringen, welcher den blos elastischen Druck der gedehnten Lunge bei Weitem übersteigt. Wenn aber bei dieser kräftigen activen Senkung der Rippen die Bauchmuskeln ganz unbetheiligt sind, so kann sie absolut nur durch die *intercostales interni* bewirkt sein, denn irgend einer anderen Brustmuskelgruppe wird auch von den Gegnern der exspiratorischen Wirkung der *intercostales externi* keine solche Wirkung zugeschrieben.

Vermöge der sämmtlichen Gelenkverbindungen der Rippen und ihrer elastischen Bänder kommt dem ganzen Brustkorbe eine gewisse Gleichgewichtsfigur zu, die er annimmt, wenn alle darauf wirkenden Muskeln ruhen. Wenn die Lunge den Brustkorb in diesem Zustande ausfüllt, so sind ihre Wände immer noch merklich gedehnt und besitzen mithin eine gewisse Spannung, oder haben mit anderen Worten

noch ein Bestreben, sich von der Brustwand zurückzuziehen, dem sie aber nicht Folge geben können, weil sonst in der Pleurahöhle ein Vacuum entstehen würde. Man kann also sagen, die elastische Lunge wird durch den Druck der Luft in ihrem Innern an die Brustwand angedrückt. Von dem Vorhandensein dieser Spannung der Lunge auch bei ruhender Thoraxmuskulatur kann man sich noch an der Leiche überzeugen. Nimmt man nämlich in einem Intercostalraum die Muskeln weg, so sieht man durch das transparente Parietalblatt der Pleura die dicht angelegte Lunge durchschimmern und sieht, wie diese sich sofort zurückzieht, sowie man dasselbe ansticht. Durch das Loch dringt die Luft mit höherem Geräusch in den Pleuraraum ein. Wenn man bei diesem Versuche vorher die Trachea durch ein Manometer geschlossen hat, so sieht man dasselbe beim Oeffnen der Pleurahöhle sofort steigen, und man hat in der Höhe, auf welche es steigt, ein Maass für die Spannung der Lunge bei Gleichgewichtstellung des Thorax. Ist das Manometer mit Wasser gefüllt, so kann es auf 40—60 mm steigen, was einer Quecksilbersäule von etwa 3—5 mm Höhe entspricht. Wenn man umgekehrt die Trachea in Communication mit der Atmosphäre lässt und das Manometer luftdicht in die Pleura einsticht, selbstverständlich bevor sich die Lunge zurückgezogen hat, dann sieht man die Flüssigkeit im offenen Schenkel des Manometers um ebensoviel sinken, zum Beweise, dass der Druck im Pleuraraume niedriger ist als der Atmosphärendruck, welcher letztere unter den gedachten Umständen auch im Innern der Lunge herrscht.

Wenn nun in der oben beschriebenen Art der Rauminhalt der Brust vergrössert wird und gleichzeitig der Binnenraum der Lunge durch Stimmritze, Rachenraum und Nase (resp. Mund) mit der Atmosphäre in offener Communication steht, so muss sich die elastische Lunge in ganz gleichem Maasse ausdehnen und Luft von aussen aufnehmen. Die Wände der Lunge müssen, obgleich nicht verklebt mit der Brustwand, dieser genau angelegt bleiben, denn sonst würde im Pleuraraum ein Vacuum entstehen und die Spannung der Lunge hätte den ganzen Atmosphärendruck zu überwinden, was sie selbst bei den äussersten vorkommenden Dehnungen nicht entfernt zu thun im Stande ist. Selbstverständlich ist während der Inspirationsstellung die Spannung des stark gedehnten Lungengewebes noch viel grösser als während der Exspirationsstellung, und es wächst also bei der Inspiration die Differenz zwischen dem Druck der Lungenluft und dem hydrostatischen Druck in den Pleuraräumen. Diese Differenz wird bei gewöhnlicher Inspirationsstellung auf etwa 9, bei angestrengtester zu 30—40 mm Quecksilber geschätzt.

Soll der Einathmungsact in ausgiebiger Weise zu Stande kommen, dann muss sich die Ausdehnung auf die ganze Lunge gleichmässig vertheilen, was natürlich nur dann möglich ist, wenn dieselbe überall wirklich ausdehnbar und ihre Oberfläche an der Brustwand überall vollkommen verschiebbar ist. Pathologische Infiltrationen der Lunge oder Verwachsungen ihrer Oberfläche mit der Brustwand sind daher der Einathmung sehr hinderlich, indem sie die Ausdehnung auf Theile der Lunge beschränken. Deren Spannung wächst dann alsbald so weit, dass sie nicht mehr von den Einathmungsmuskeln überwunden werden kann.

Sobald die Spannung der Muskeln, welche den Brustkorb ausgedehnt haben, nachlässt, so kann die Ausathmung von selbst erfolgen, ohne dass andere Muskeln angestrengt zu werden brauchten, bis die elastischen Kräfte der Lunge wieder im Gleichgewichte sind mit der Bänderspannung der Rippenverbindungen, die sich selbstverständlich von einem gewissen Punkte an dem weiteren Zusammensinken des Brustkorbes widersetzen. Nach der jetzt herrschenden Ansicht geschieht die gewöhnliche Ausathmung blos auf diese Weise. Wenn man sich indessen aufmerksam selbst beobachtet bei willkürlicher Sistirung einer im Gange befindlichen Ausathmung, so wird man bemerken, dass dieser Act mehr den Eindruck macht, dass man eine Muskelzusammenziehung hemmt, als dass man die Inspiratoren von Neuem zusammenzieht. Wenn dies keine Täuschung ist, so muss man annehmen, dass auch beim gewöhnlichen ruhigen Ausathmen Muskelaction etwa der *intercostales interni* betheiligt ist. Werden aldann noch die oben bezeichneten Muskelkräfte der Bauchpresse zu Hilfe genommen, so kann der Brustkorb über die Gleichgewichtsform hinaus verkleinert und so noch ein ferneres Luftquantum ausgetrieben werden. Auch dieser Vorgang der verstärkten Exspiration hat seine Grenze, und es bleibt dann immer noch eine beträchtliche Luftmenge in den Lungen zurück, die gar nicht ausgetrieben werden kann.

Die Exspirationsmuskeln müssen zur Austreibung der Luft sicher dann angewandt werden, schon ehe die Gleichgewichtsstellung des Brustkorbes überschritten ist, wenn man einen sehr heftigen Ausathmungsstrom — namentlich bei verengter Stimmritze — verlangt, denn in einem solchen Falle muss der Druck der Luft in den Lungen den äusseren Atmosphärendruck bedeutend übersteigen, und einen so bedeutenden Drucküberschuss vermag die Lungenspannung allein nicht hervorzubringen; es müssen Muskelkräfte zu Hilfe genommen werden, welche auf den Brustkorb von aussen zusammendrückend wirken. Dies geschieht namentlich bei der Stimmbildung. Bei vollständigem Abschlusse können die exspiratorischen Kräfte den Druck im Lungen-

raum auf nahezu 90 ^{mm} Quecksilber, über den Atmosphärendruck bringen. Aeusserste Anstrengung der inspiratorischen Kräfte bei Abschluss der Luftwege, kann den Druck im Lungenraum um etwa 57 ^{mm} Quecksilber unter den Atmosphärendruck erniedrigen. Bei letzterem Versuche muss übrigens das Manometer in die Nase eingesetzt werden, um die Saugwirkung der Zunge auszuschliessen.

Die Athembewegungen und die dadurch bewirkten Druckschwankungen im Brustraume müssen auch auf den Blutkreislauf Einfluss haben, da im Thoraxraum ausserhalb der Lungen die Anfänge und Enden der grossen Blutgefässstämme nebst dem Herzen enthalten sind. Die Saugwirkung, welche stets, ausser bei gewaltsamer Ausathmung, gegen die Räume hin statthat, muss unmittelbar dahin wirken, dass der hydrostatische Druck in den genannten, im Brustraum befindlichen Theilen des Gefässsystems gemindert wird. Daher ist durch die fraglichen Verhältnisse der Zufluss des Blutes zur Brusthöhle, resp. zum Herzen erleichtert, der Abfluss von da erschwert. Behielte die in Rede stehende Saugwirkung fortwährend denselben Werth, so könnte sie, wie man auf den ersten Blick sieht, im Ganzen den Blutkreislauf weder erleichtern, noch erschweren. Wie wir sahen, variirt sie aber periodisch. Sie wächst mit der Einathmung und nimmt ab mit der Ausathmung. Bei heftiger Ausathmung ändert sie gar ihren Sinn, d. h. bei heftiger Ausathmung kann der Druck der Lungenluft so hoch steigen, dass er selbst nach Abzug des entgegenwirkenden Druckes des Lungengewebes den Atmosphärendruck noch übertrifft und also die Lunge nicht mehr eine unter dem letzteren stehende Flüssigkeit nach dem Thoraxraum ansaugt. Da nun Klappen, wie bekannt, den Kreislauf nur in der einen Richtung gestatten, so wäre doch denkbar, dass die Athembewegungen im Ganzen die Arbeit des Blutkreislaufes erleichtern. Man sieht wenigstens, dass die Athembewegungen für sich, wenn das Herz gar nicht arbeitet, den Blutkreislauf in — wenn auch äusserst schwachem — Gang halten würden. Jede Inspiration würde den Thoraxraum, d. h. Herz und grosse Stämme, stärker voll Blut saugen, als bei der Exspiration im Gleichgewicht bleiben könnte. Der alsdann auszustossende Ueberschuss könnte aber wegen der Klappen nur nach der arteriellen Seite hin entweichen, daher ein Kreislauf stattfinden würde. Fielen die Herzdiastolen mit Einathmungen, die Systolen mit Ausathmungen zusammen, dann würde die ganze Arbeit der Athembewegungen, soweit sie überall auf die Blutmasse wirkt, auch deren Kreislauf zu Statten kommen. Nun fallen aber in die Exspirationszeit wohl ebenso viele Herzdiastolen als Systolen, und in die Inspirationszeit ebenso viele Systolen als Diastolen, es könnte

also möglicher Weise der Vortheil der Exspiration für die Systolen durch den relativen Nachtheil für die Diastolen ganz aufgewogen oder gar überwogen werden, ebenso der Vortheil der Inspiration für die Diastolen durch den absoluten Nachtheil derselben für die Systolen. Macht man aber die jedesfalls zulässige Annahme, dass die Perioden der Respiration und der Herzbewegung im Allgemeinen incommensurabel sind, so zeigt die Wahrscheinlichkeitsrechnung, dass die Wirkung der Coincidenzen die der Interferenzen im Ganzen überwiegen muss. Von der Arbeit der Respiration kommt also dem Blutkreislaufe ein Weniges zu Gute.

Eine besondere Beziehung der Athembewegungen zu dem Blutkreislaufe in einzelnen Organen ist ferner nicht zu übersehen. Die Inspirationsbewegung fördert z. B. die Bewegung des Blutes in der Bauchhöhle. Die Inspiration, insofern sie durch Zusammenziehung des Zwerchfelles bewerkstelligt wird, erhöht den Druck auf den Inhalt der Bauchhöhle, wie sie den Druck im Thoraxraum vermindert, sie muss also geradezu venöses Blut aus dem Bauchraume in den Brustraum schaffen. Dies Verhältniss ist um so beachtenswerther, als gerade die Bewegung des Venenblutes im Bauchraume wegen des Wiederauflösens der *vena portae* in ein neues Capillarsystem in der Leber auf ganz besonders grossen Widerstand stösst. Freilich ist nicht zu verkennen, dass die Druckerhöhung auf den Bauchinhalt bei der Inspiration auch den Eintritt des arteriellen Blutes in denselben um ebenso viel erschwert, als sie den Austritt des venösen erleichtert. Gleichwohl scheint thatsächlich häufige und ausgiebige Inspiration die Circulation in der Bauchhöhle im Ganzen zu fördern.

Bei gewaltsamen Exspirationsbestrebungen mittelst der Bauchmuskeln, besonders wenn der Luft der Ausweg aus den Lungen abgeschnitten ist, kann, wie schon gesagt, der Druck im Thoraxraum ausserhalb der Lungen, also besonders auf die grossen Venen bedeutend über den äusseren Luftdruck steigen. Es kann dies so weit gehen, dass der Druck des aus dem Körper nachströmenden Venenblutes nicht mehr hinreicht, dieses in den Thoraxraum und so in das Herz zu treiben. Man sieht in diesem Falle die Hautvenen (des Gesichtes) beträchtlich schwellen und zuletzt hört der Herzschlag gänzlich auf merkbar zu werden. Auch durch gewaltsame Inspirationsanstrengung bei abgesperrten Luftwegen wird der Puls schwächer, weil der Abfluss des Blutes aus dem Thoraxraume gehemmt wird. (Müller'scher Versuch.)

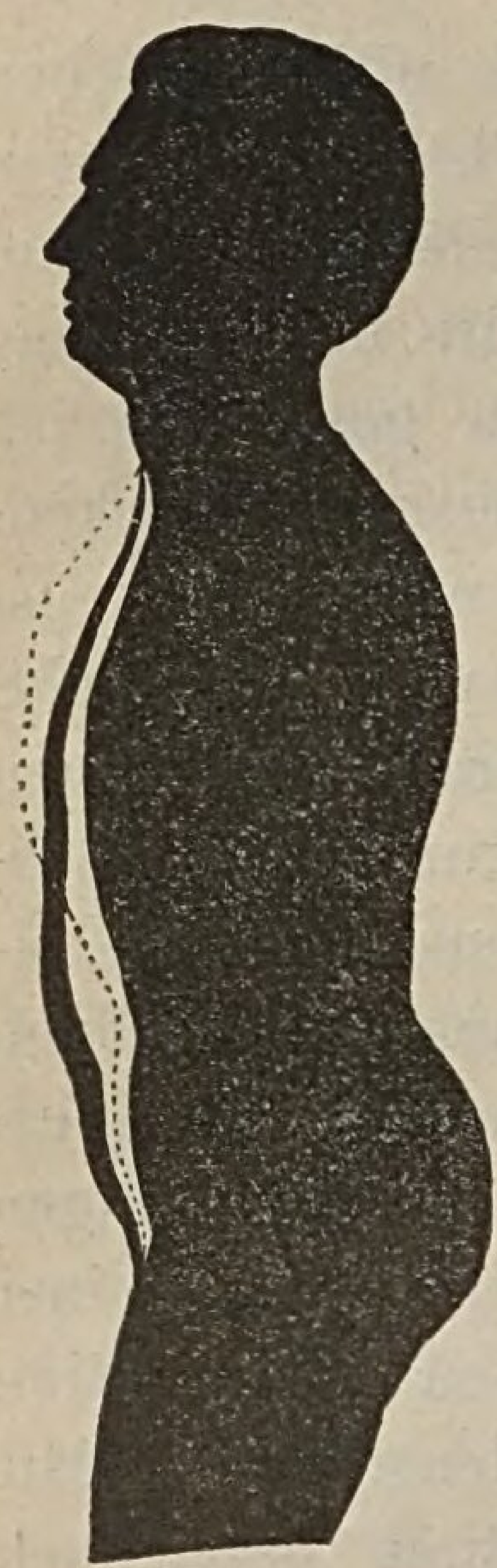
Einen theorethisch noch unerklärten Einfluss scheint die Athembewegung auch auf die Blutbewegung in den Lungengefässen selbst zu üben. Man hat nämlich bemerkt, dass ein künstlich erhaltener

Blutstrom durch die Gefässe einer ausgeschnittenen Thierlunge durch abwechselndes Aufblasen und Zusammensinken derselben gefördert wird. Andauernde Dehnung dagegen erschwert den künstlichen Blutstrom.

Die gewöhnliche ruhige Respiration bewegt sich nicht zwischen den durch den Gelenk- und Muskelmechanismus des Thorax gesteckten äussersten Grenzen. Durch Aufgebot aller ausdehnenden Kräfte kann der Thorax noch mehr erweitert, folglich mehr Luft in die Lunge gesaugt werden, als bei einer mittleren Inspiration geschehen ist. Ebenso kann durch Aufbieten aller den Brustkorb zusammendrückenden Kräfte derselbe mehr verkleinert und folglich mehr Luft ausgestossen werden, als bei einer gewöhnlichen Exspiration geschieht, die, wie bemerkt, hauptsächlich durch die Elasticität der Lungen unter Beihilfe der *intercostales interni* ohne Mitwirkung der Bauchmuskeln zu Stande kommt. Man hat die verschiedenen hier in Betracht kommenden Luftquanta mit besonderen Namen bezeichnet. „Rückständige Luft“ nennt man die Luftmenge, welche nach Aufgebot aller den Thorax verengenden Kräfte noch in den Lungen bleibt. „Reserveluft“ heisst diejenige Menge, welche nach einer gewöhnlichen (durch die Lungenelasticität bewirkten) Exspiration durch Muskelanstrengung noch ausgestossen werden kann. Mit „Respirationsluft“ schlechtweg wird die Quantität bezeichnet, welche bei einer gewöhnlichen Inspiration aufgenommen und bei einer gewöhnlichen Exspiration ausgestossen wird. Die Menge, welche nach einer gewöhnlichen Inspiration durch besondere aussergewöhnliche Anstrengung der thoraxerweiternden Kräfte noch aufgenommen werden kann, heisst „Complementärluft“. Die Summe der Reserveluft, Athemluft und Complementärluft nennt man die vitale Capacität der Lungen oder des Thorax. Sie ist also gleich dem Unterschiede zwischen dem möglichst grossen und möglichst kleinen Rauminhalt des Thorax. Umstehende Figur 44 stellt den Medianschnitt des Thorax in den vier verschiedenen Stellungen dar, deren Luftgehalte soeben mit besonderen Bezeichnungen benannt wurden. Die Grenze des ganz schwarzen Theiles der Figur bedeutet die Stellung bei möglichst tiefer Exspiration, die innere Grenze des durch einen schmalen weissen Streif von der übrigen Figur getrennten dicken schwarzen Striches ist die Stellung bei gewöhnlicher Exspiration, also die Stellung, wo das Contractionsbestreben der Lunge mit den widerstehenden Momenten im Gleichgewicht ist. Der Flächeninhalt des erwähnten weissen Streifes ist also ein Maass für das, was wir als Reserveluft bezeichnet haben. Die äussere Grenze des schwarzen Striches deutet die gewöhnliche Inspirationsstellung

an. Im Flächenraume des ganzen schwarzen Striches haben wir also ein Maass für die „Respirationsluft". Die punktirte Linie deutet die Stellung bei möglichst tiefer Inspiration an. Der Zwischenraum zwischen ihr und der zuerst erwähnten Grenze der zusammenhängend schwarzen Theile der Figur repräsentirt also die vitale Capacität. Unsere Zeichnung stellt zunächst nur die Verhältnisse beim männlichen Geschlechte dar, beim weiblichen weichen sie ein wenig ab. Vornehmlich hätte, wenn die Zeichnung für dieses gelten sollte, der schwarze Strich, der die gewöhnliche Respirationsgrösse darstellt, oben breiter und unten schmäler sein müssen. Beim weiblichen Geschlechte nämlich wird die gewöhnliche Respiration mehr durch Raumveränderung in den oberen Partien der Brust bewirkt.

Fig. 44.



Es versteht sich wohl von selbst, dass die in der vorigen Nummer besprochenen Grössen bei verschiedenen Individuen sehr verschiedene Werthe haben. Von ihnen allen ist die als vitale Capacität bezeichnete der sichersten directen Messung am Lebenden zugänglich. Man bestimmt sie, indem man nach einer möglichst tiefen Inspiration in ein leicht bewegliches Gasometer ausathmet, und zwar mit Aufgebot aller exspiratorischen Kräfte. Ueber sie liegen daher auch die zahlreichsten Data vor. Man kann daraus schon einige Regeln über den Zusammenhang der Grösse mit einigen anderen ableiten, von denen die wichtigsten folgende sind: Die vitale Capacität ist nahezu proportional dem Producte aus der Länge der Wirbelsäule und dem Umfange des Thorax, über der Brustwarze gemessen. Bei Frauen ist nach der Geburt die vitale Capacität kleiner als während der Schwangerschaft, nach Kothentleerung dagegen erscheint sie regelmässig grösser als vorher. Sie nimmt zu vom 15. bis zum 35. Jahre, nachher wieder ab. Die äussersten Grenzwerthe der vitalen Capacität bei gesunden Erwachsenen dürften 1200 und $5000_{cm}{}^3$ sein. Im Mittel wird sie auf etwa $3500_{cm}{}^3$ angegeben.

Das Volum eines gewöhnlichen Athemzuges oder der Respirationsluft ist nicht leicht zu messen, da eine besondere Uebung dazu gehört, in eine messende Vorrichtung hinein ganz ungezwungen zu athmen. Uebrigens schwankt die Grösse eines Athemzuges natürlich auch sehr beträchtlich bei demselben Individuum je nach dem augenblicklichen Zustande. Bei gesunden Männern dürfte der Werth der

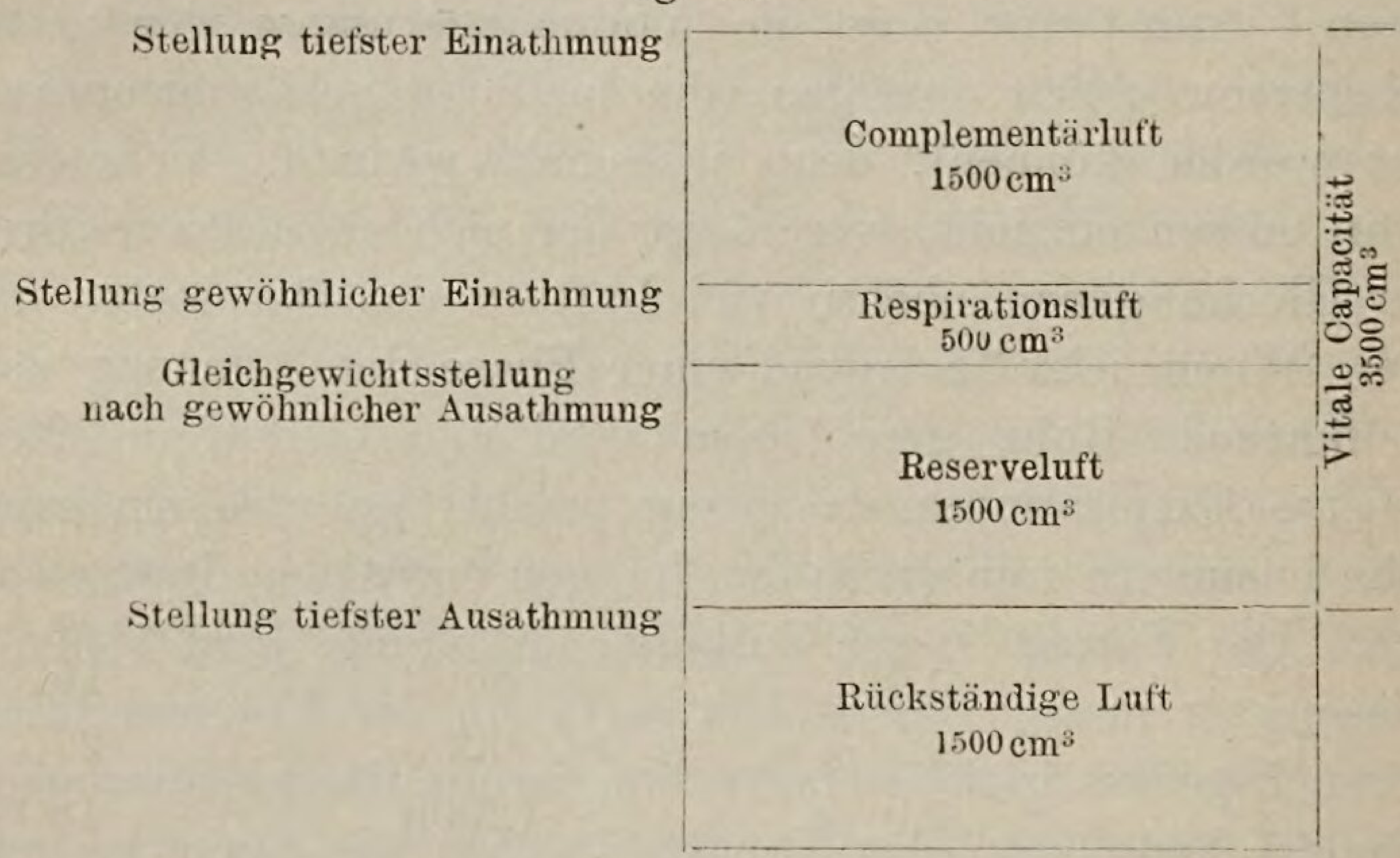
fraglichen Grösse meist zwischen 500 und 600 $_{cm}{}^3$ liegen. — Die Reserveluft wird zu 1200—1800 $_{cm}{}^3$ im Mittel angegeben. Zwischen denselben Grenzen liegen die normalen Werthe der Complementärluft.

Die rückständige Luft kann am Lebenden nicht direct gemessen werden. Man hat sie aber indirect dadurch zu bestimmen gesucht, dass man eine gemessene Menge Wasserstoff einathmete und nach gleichmässiger Vertheilung in der Lungenluft das ausgeathmete Gasgemenge analysirte. Aus dem Maasse, in welchem sich der Wasserstoff mit anderen Gasen verdünnt fand, kann natürlich geschlossen werden, wie gross das Volum dieser anderen Gase gewesen ist. Bestimmungen dieser Art und directe Messungen an Leichen führen übereinstimmend auf Werthe, welche zwischen 1230 und 1640 $_{cm}{}^3$ liegen. Es giebt noch ein anderes, zweckmässigeres Mittel, die in irgend einer Phase der Athmung in den Lungen vorhandene Luftmenge, also mittelbar auch die rückständige Luft zu bestimmen. Man setzt einen lebenden Menschen unter eine luftdicht auf den Boden aufgesetzte Glocke von Blech und lässt denselben durch ein mit der äusseren Luft communicirendes Rohr frei athmen, welches die Wand der Glocke luftdicht durchsetzt. Wenn die Versuchsperson das Rohr mit den Lippen umschliesst, müssen die Nasenlöcher geschlossen sein, so dass die Lungenluft nicht mit dem Luftraume der Glocke, sondern nur mit der äusseren Luft zusammenhängt. Die Luft der Glocke lässt man nun durch ein zweites, in ihre Wand eingefügtes Rohr mit einem sehr leicht beweglichen Gasometer communiciren, dann wird dies die Volumänderungen der athmenden Versuchsperson genau anzeigen (die beiläufig gesagt graphisch verzeichnet werden können), denn jedesmal, wenn die Versuchsperson Luft von aussen einzieht, verdrängt der sich erweiternde Brustkorb aus der Glocke genau ebenso viel Luft in das Gasometer und umgekehrt. Wenn jetzt in irgend einer Phase der Athmung das nach aussen führende Rohr geschlossen wird und hierauf die Versuchsperson eine Exspirationsanstrengung macht, so wird sie keine Luft austreiben, sondern nur die in den Lungen enthaltene Luft zusammendrücken. Der Betrag dieser Zusammendrückung wird sich aber an dem Gasometer messen lassen, da es ja ein der Volumverminderung der Versuchsperson gleiches Luftvolum in die Glocke ansaugen muss. Andererseits kann man den Druck, welchen die Versuchsperson auf ihre Lungenluft ausübt, an einem in das Athemrohr eingefügten Manometer messen, und aus diesen beiden Daten lässt sich berechnen, welches Luftvolum in der Lunge der Versuchsperson enthalten ist. Ist nämlich V das gesuchte Volum der Lungenluft unter dem Atmo-

sphärendruck D, und ist h die vom Manometer angezeigte Erhöhung des Druckes durch die Exspirationsanstrengung, endlich v die dadurch hervorgebrachte, am Gasometer abgelesene Volumverminderung, so hat man nach dem Mariotte'schen Gesetze die Gleichung $V . D = (V - v)(D + h)$ oder $V = \frac{v(D - h)}{h}$. Von dem so berechneten Werthe V ist dann noch die leicht zu messende Luftmenge abzuziehen, welche von der betreffenden Thoraxstellung aus die Versuchsperson noch ausblasen kann. Dann hat man die gesuchte „rückständige" Luft. An einer Versuchsperson von bedeutender Körpergrösse nach dieser Methode angestellte Versuche ergaben für die rückständige Luft Werthe von etwa 3000_{cm^3}. Den Ergebnissen der anderen Methoden ist hierdurch nicht gerade widersprochen, denn sie beziehen sich vielleicht auf viel kleinere Individuen. Die beschriebene Vorrichtung kann natürlich auch zur Bestimmung der Reserveluft, Respirationsluft, Complementärluft und vitalen Capacität dienen. Sie ist sogar den älteren spirometrischen Vorrichtungen bei Weitem überlegen, da sie gestattet, beliebige Zeit hindurch bei der unbefangensten Athmung die Volumänderungen graphisch darzustellen.

Gemäss den angeführten Daten würden die Lungen eines Erwachsenen von mässiger Körpergrösse nach einer gewöhnlichen Exspiration etwa $2500-3400_{cm^3}$ Luft enthalten, nach einer gewöhnlichen Inspiration aber $3000-3900_{cm^3}$. Es würde sonach bei jedem Athemzuge nur ungefähr der sechste Theil der Lungenluft erneuert.

Fig. 45.



Das vorstehende Schema (Fig. 45) giebt in Form von rechteckigen Flächenstreifen eine Vorstellung vom Verhältnisse der hier besprochenen Luftmengen. Die Bezeichnungen und die als normal geltenden Werthe derselben sind in die Flächenstücke eingeschrieben.

Nach den vorstehenden theoretischen Ausführungen versteht es sich ganz von selbst, dass bei gleicher Beschaffenheit des Blutes die Kohlensäureausscheidung aus demselben und die Sauerstoffaufnahme in dasselbe gefördert werden muss durch Steigerung des Luftwechsels in den Lungen. Diese letztere kann auf zweierlei Arten bewerkstelligt werden: entweder durch Vervielfachung der Athemzüge in der Zeiteinheit oder durch Vertiefung der einzelnen Athemzüge. Eine deutliche Anschauung davon gewähren die Resultate von Versuchsreihen, in denen auf verschiedene Art jedesmal kurze Zeit hindurch geathmet und die Kohlensäure der Ausathmungsluft bestimmt wurde. Die zunächst folgende kleine Tabelle giebt die Resultate einer solchen Reihe, wo jeder einzelne Athemzug 500_{cm^3} betrug und ihre Zahl variirt.

Zahl d. Athemzüge in einer Minute	CO_2-Gehalt der ausgeathmeten Luft	In der Minute ausgeathmetes Luftvol. in Kcm.	In der Minute ausgehauchtes CO_2 Vol. i. Kcm.
6	5,7	3000	171
12	4,1	6000	246
24	3,3	12000	396
48	2,9	24000	696
96	2,7	48000	1296

Das in Kubikcentimetern ausgedrückte Volum der in 1′ ausgehauchten Kohlensäure ist gemessen zu denken bei 0^0 und 760^{mm} Quecksilberdruck. Man sieht hier deutlich, je häufiger in der Minute eine Lufterneuerung von je 500_{cm^3} stattfindet, desto mehr Kohlensäure wird in der Minute ausgeschieden; aber keineswegs wächst die Kohlensäuremenge proportional der Zahl der Athemzüge, weil der Procentgehalt der Ausathmungsluft um so kleiner wird, je häufiger die Zahl der Athemzüge ist, d. h. je kürzere Zeit der einzelne Athemzug in den Lungen verweilt.

Die folgende kleine Tafel giebt die Resultate einer anderen Versuchsreihe.

Zahl d. Athemzüge in einer Minute	CO_2-Gehalt der ausgeathmeten Luft	In einer Minute ausgeathmete Luft in Kcm.	In einer Minute ausgeathmete CO_2 in Kcm.
12	5,4%	3000	162
12	4,5%	6000	270
12	4,0%	12000	480
12	3,4%	24000	816

Aus der dritten Spalte ergiebt sich, dass die Tiefe des einzelnen Athemzuges beim ersten Versuche 250, beim zweiten 500, beim dritten 1000 und beim vierten 2000_{cm^3} betrug. Die vierte Spalte zeigt,

dass um so mehr Kohlensäure entweicht, je tiefer die 12 in der Minute vollführten Athemzüge sind. Die Vergleichung der beiden Tabellen lehrt, dass ein und dasselbe Luftvolum in einer Minute mehr Kohlensäure entführt, wenn es auf wenige tiefere, als wenn es auf viele seichtere Athemzüge vertheilt wird, oder mit anderen Worten, dass die Vertiefung des Athmens mehr leistet als die Vervielfältigung der Athemzüge in der Zeiteinheit.

Dasselbe, was durch diese beiden Versuchsreihen von der Kohlensäureausscheidung bewiesen ist, gilt auch von der Sauerstoffaufnahme, jedoch nicht in gleichem Maasse.

Das Verhältniss des ausgeschiedenen Kohlensäurevolums zu dem absorbirten Sauerstoffvolum $\frac{CO_2}{O_2}$ nennt man den „Respiratorischen Quotienten". Für längere Zeiträume — etwa für einen ganzen Tag — hängt dieser Quotient natürlich nur vom Gange des Gesammtstoffwechsels ab, denn es muss ja in einem solchen längeren Zeitraume alle Kohlensäure ausgehaucht werden, welche unter Verwendung des absorbirten Sauerstoffes im Körper gebildet wurde. Es entsteht nun für jedes Volum Sauerstoff, welches sich mit Kohlenstoff zu Kohlensäure verbindet, das gleiche Volum dieser Verbindung. Bei der gewöhnlichen Ernährung des Menschen verbrennen neben Kohlenhydraten auch Fette und Eiweiss im Körper, wobei ein Theil des absorbirten Sauerstoffes sich nicht mit Kohlenstoff sondern mit Wasserstoff verbindet. Also wird das entstehende und ausgehauchte Kohlensäurevolum im Ganzen kleiner sein als das absorbirte Sauerstoffvolum, oder der respiratorische Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ wird kleiner als 1, meistens etwa = 0,9 sein. Betrachtet man aber kleinere Zeiträume, wie z. B. eine Minute, so hängt der respiratorische Quotient von anderen Umständen ab, denn in solchen Zeiträumen kann ja Kohlensäure zur Ausscheidung kommen, die auf Kosten schon früher aufgenommenes Sauerstoffes gebildet ist. In kleinen Zeiträumen ist der respiratorische Quotient daher oft gleich, oder grösser als 1. Namentlich ist dies der Fall bei willkürlich gesteigerter Athmung, weil die Steigerung der Ventilation die Kohlensäureausfuhr mehr fördert als die Sauerstoffabsorption, sie spült gleichsam schon im Blute vorräthige Kohlensäure aus. Die Sauerstoffabsorption ist nämlich auch schon bei ungünstigen Ventilationsbedingungen eine so zu sagen vollständige, bis zur Verwandlung alles Hämoglobins in Oxyhämoglobin gehende. Dies ist begreiflich, wenn man bedenkt, mit welcher Begierde das reducirte Hämoglobin den Sauerstoff anzieht und wie reichlich die Gelegenheit zu dieser Anziehung in den Lungen

geboten wird. In der That drängen sich ja die Blutkörperchen in den engen Lungencapillaren hart an den Wänden hin, und kommen also mit einem grossen Theile ihrer kolossalen Oberfläche (siehe S. 239), mit der Lungenluft in fast unmittelbare Berührung. Man begreift daher leicht, dass sich das Hämoglobin selbst unter sehr ungünstigen Bedingungen in den Lungen noch vollständig mit Sauerstoff sättigen kann, dass z. B. auf hohen Bergen, wo bei der dünnen Luft nur wenig Sauerstoff in jeder Raumeinheit vorhanden ist, doch noch genügende Sauerstoffaufnahme stattfinden kann. So haben wir auch schon oben (S. 298) gesehen, dass das Blut der Lungenluft den Sauerstoffgehalt bis auf 3% entziehen kann. Die grosse Zweckmässigkeit dieser Einrichtung für die Sicherung des Lebens unter verschiedenen Bedingungen leuchtet ein.

Die soeben mitgetheilten Werthe der in einer Minute ausgeschiedenen Kohlensäuremengen geben die Möglichkeit, die Stärke des Gesammtblutstromes bei einem normalen erwachsenen Menschen zu schätzen. Legen wir die Ausscheidung von $270_{cm}{}^3$ Kohlensäure (gemessen bei 0^0 und 760^{mm} Druck), wie sie bei ruhigem Athmen mit zwölf Zügen von je $500_{cm}{}^3$ in der Minute erfolgt, zu Grunde, so können wir fragen: wieviel Kubikcentimeter Blut müssen in der Minute durch die Lunge strömen, um bei ihrer Verwandlung aus dem venösen in den arteriellen Zustand $270_{cm}{}^3$ Kohlensäure abzugeben. Um dies zu berechnen, müsste man wissen, wieviel Kohlensäure 1, resp. $100_{cm}{}^3$ venöses Blut abgeben, um arteriell zu werden. Beim Menschen ist nun freilich noch nicht ermittelt, um wieviel der Gehalt des venösen Blutes an Kohlensäure den des arteriellen übertrifft. Aus zahlreichen Untersuchungen der Gase des Hundeblutes aber wissen wir (siehe S. 296), dass je $100_{cm}{}^3$ desselben durchschnittlich etwa $5{,}8_{cm}{}^3$, gemessen bei 0^0 und 760^{mm} Druck abgeben. Machen wir nun die freilich einigermassen willkürliche Annahme, dass sich das venöse und arterielle Blut beim Menschen bezüglich ihres Kohlensäuregehaltes um ebenso viel unterscheiden als beim Hunde, so müssen so vielmal $100_{cm}{}^3$ Blut die Lungen durchströmen, als 5,8 in 270 enthalten ist, um bei ihrer Arterialisirung eben $270_{cm}{}^3$ Kohlensäure abzugeben. Es ergiebt sich, wenn man die angezeigte Rechnung ausführt, dass in runder Zahl $4600_{cm}{}^3$ Blut in einer Minute oder etwa $76_{cm}{}^3$ Blut in einer Secunde die Lungen also auch irgendwo sonst den Gesammtquerschnitt des Gefässsystems, z. B. den Querschnitt der Aorta, passiren. Nimmt man noch an, dass das Herz in der Minute 70 Systolen ausführt, so würde hiernach ein Ventrikel mit jeder Systole $\frac{4600}{70}$ oder etwa $66_{cm}{}^3$ Blut auswerfen.

Würde eine bestimmte Athmung, welche jede Minute mehr Kohlensäure ausführt, als sich im Körper bildet, und mehr Sauerstoff zuführt, als zu Verbrennungen verbraucht wird, längere Zeit fortgesetzt, so würde sich die durchschnittliche Beschaffenheit des Blutes ändern. Sein Kohlensäuregehalt würde ab-, sein Sauerstoffgehalt würde zunehmen — mit einem Worte, das Blut würde im Ganzen „arterieller" werden. Wenn umgekehrt eine ungenügende Athmung längere Zeit unterhalten würde, so müsste sich die Blutbeschaffenheit in umgekehrtem Sinne ändern, es müsste „venöser" werden. Daraus ergiebt sich, dass durch Abänderung des Athmens die Blutbeschaffenheit constant erhalten werden kann, und dies geschieht wirklich vermöge eines später zu beschreibenden nervösen Mechanismus. Sobald aus irgend einem Grunde der Verbrauch an Sauerstoff und die Bildung von Kohlensäure im Körper zunimmt, so steigt die Häufigkeit und Tiefe der Athemzüge derart, dass wieder in einer Minute ebenso viel Sauerstoff aufgenommen als verbraucht, und ebenso viel Kohlensäure ausgeschieden als gebildet wird, ohne dass eine merkliche Verarmung des Blutes an freiem Sauerstoff und eine Ueberladung mit Kohlensäure eintritt.

Die Ursachen, welche den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäurebildung im Körper steigern, sind in anderen Abschnitten der Physiologie zu behandeln. Nur als Beispiel soll hier diejenige noch kurz erwähnt werden, welche den mächtigsten Einfluss ausübt, nämlich die Muskelanstrengung. Schon die alltägliche Erfahrung lehrt, dass mit jeder Muskelanstrengung sofort die Zahl und besonders die Tiefe der Athemzüge bedeutend wächst. Hierbei zeigt sich die ausserordentliche Wichtigkeit des weiter oben als normal bezeichneten Verhältnisses, dass die vitale Capacität des Brustraumes die gewöhnliche Tiefe der Athemzüge bei ruhendem Körper bedeutend übertrifft. Es muss eben möglich sein, bei Anstrengung der Muskeln die Athemzüge noch sehr bedeutend zu vertiefen, um die grössere Kohlensäuremenge, welche dabei in jeder Zeiteinheit gebildet wird, auch zur Ausscheidung zu bringen. Ohne diese Möglichkeit wird alsbald so viel Kohlensäure im Blute angehäuft, dass dadurch die Function der Organe und besonders der Muskeln bedeutend geschädigt wird. So sehen wir denn in der That, dass Menschen, bei denen die vitale Capacität durch Lungenleiden beeinträchtigt ist, nicht im Stande sind, bedeutende Muskelanstrengungen zu machen, obwohl für die gewöhnlichen Bedürfnisse ihre Athmung vollkommen genügt.

Eine Vorstellung von den beträchtlichen Schwankungen, welche die Kohlensäureausscheidung unter dem Einflusse der Muskelarbeit erleidet, giebt die nachstehende kleine Tabelle, worin die Mengen

von Kohlensäure verzeichnet sind, welche von ein und derselben Person während einer Minute ausgeathmet wurden, wenn sich dieselbe in dem in der ersten Spalte bezeichneten Zustande befand:

Schlafend	0,38 gr
Liegend, wachend . .	0,57
Gehend	1,42
Schneller gehend . .	2,03
Steigend	3,83

Man sieht, dass bei angestrengtem Steigen die Kohlensäureausscheidung zehnmal so reichlich ist als im Schlafe.

Wie viel Kohlensäure ein normal lebender Mensch in einem längeren Zeitraume ausathmet und wieviel Sauerstoff er aufnimmt, wird in einem späteren Abschnitte untersucht werden.

Ausser der Kohlensäure verliert unser Körper durch den Athmungsprocess Wasserdampf und Wärme. Abgesehen nämlich von Ausnahmefällen, die in gemässigten Klimaten kaum vorkommen, ist die ausgeathmete Luft bedeutend wärmer und bedeutend feuchter als die eingeathmete. Die Temperatur der ersteren nämlich schwankt nach directen Bestimmungen nur zwischen etwa 28 und 31°, die Temperatur der umgebenden Luft mag sein welche sie will, und es ist bei jener Temperatur die Ausathmungsluft nahezu mit Wasserdampf gesättigt. Hiervon giebt schon die alltägliche Erfahrung Zeugniss, dass der ausgeathmete Luftstrom stets einen Nebel bildet, wenn die Temperatur der Umgebung so niedrig ist, dass eine rasche Abkühlung stattfindet.

Wie viel Wasser die Athmung dem Körper entzieht, wird hiernach wesentlich davon abhängen, wie viel Wasserdampf die Einathmungsluft schon mitbringt. In den meisten Fällen ist diese Menge nicht beträchtlich, und man wird daher erwarten dürfen, dass die Athmung dem Körper namhafte Wassermengen entführt. Directe Bestimmungen haben ergeben, dass sich diese Mengen in 24^{h} auf $800—900^{gr}$ belaufen können. Es ist übrigens sehr wahrscheinlich, dass die Wärme sowohl als der Wasserdampf nicht ausschliesslich dem Blute der Lungengefässe entzogen werden. Die Luft nimmt vielmehr schon beim Einathmen in der Nase viel Wärme und Wasser auf. Dies ist von vornherein wahrscheinlich und durch Versuche bestätigt. Der eigenthümliche Bau der Nasenwände mit ihren Muscheln ist offenbar eigens darauf eingerichtet, die Luft beim Einathmen mit einer feuchten und warmen Fläche in ausgedehnte Berührung zu bringen und ihr so schon möglichst viel Wärme und Wasserdampf beizubringen ehe sie zur Lunge gelangt. Dadurch

rechtfertigt sich auch der häufig gehörte Rath der Aerzte, man solle in kalter Luft nur durch die Nase athmen. In der That dringt beim Einathmen durch den weit offenen Mund die Luft weit kälter in Kehlkof und Lungen und reizt die sehr empfindlichen Schleimhäute daselbst.

Ausser dem Sauerstoff wird durch die Respiration noch etwas aus der Luft aufgenommen, was zwar nicht sehr ins Gewicht fällt und nicht als bedeutungsvoller Posten auf dem Einnahmebudget des organischen Haushaltes zählt, was aber unter Umständen eine grosse Bedeutung zum Schaden desselben erlangen kann, nämlich der in der Luft schwebende Staub. Jeder in ein finsteres Zimmer eindringende Sonnenstrahl lehrt uns, dass in der Luft eines solchen stets unzählige kleine feste Körperchen schweben. Es dringen demnach mit jedem Athemzuge viele derselben in die Luftwege ein und werden sicher zum grössten Theil in den Luftwegen zurückgehalten. Höchst wahrscheinlich bleiben die meisten schon an den Nasen- und Rachenwänden kleben. Offenbar hat die Flimmerbewegung an der Oberfläche dieser Wände die Aufgabe, diese Theilchen allmählich nach dem Oesophagus zu führen, denn die Richtung des Stromes, welcher durch die Flimmercilien der Nasen- und Rachenwand verursacht wird, geht abwärts. Was etwa von Staubtheilchen die Stimmritze überschreitet und an den Wänden der Bronchien festklebt, wird durch den hier aufwärts gerichteten Flimmerstrom, soweit dies überall möglich ist, ebenfalls dem Eingange der Speiseröhre zugeführt. Von da wird dann der gesammelte Staub durch gelegentliche Schlingbewegungen in den Magen geführt. Diese Verrichtung der unscheinbaren Flimmercilien der Respirationswege gehört ohne Zweifel zu den allerwichtigsten für die Erhaltung der Gesundheit und des Lebens, denn ohne sie würde die Lunge bald mit Staub verstopft sein. Unter den in der Luft schwebenden Staubtheilchen sind nachgewiesenermaassen zahlreiche organische Keime. Zu ihnen gehören höchst wahrscheinlich alle sogenannten Miasmen und Contagien. Es würde sich hiernach empfehlen, an inficirten Orten durch Filtra von Baumwolle einzuathmen, welche alle Staubtheilchen zurückhalten.

Die Lungen sind nicht der einzige Ort, wo das Blut mit der Atmosphäre gasförmige Bestandtheile austauschen kann. Die gesammte äussere Körperoberfläche giebt zu diesem Vorgange Gelegenheit. Die Epidermis und die durchfeuchteten Cutisschichten darunter, welche letzteren reichliche Gefässnetze führen, sind für alle hier in Betracht kommenden Gase erwiesenermassen durchdringlich. Es ist demnach von vornherein anzunehmen, dass auf der ganzen Körperoberfläche Aushauchung von Kohlensäure statthat, da das Blut jeder Art mehr

Kohlensäure gelöst enthält, als es aus einer von diesem Gase merklich freien Athmosphäre aufnehmen würde. Diese Kohlensäureausscheidung ist auch durch Versuche dargethan. Die Schätzungen ihres Betrages gehen weit auseinander von $^1/_{225}$ bis zu $^1/_{50}$ von der Ausscheidung durch die Lungen. Ueber diesen kleinen Werth wird man sich nicht wundern, wenn man bedenkt, dass die Capillargefässnetze der Lungenbläschen viel dichter sind als die der Haut, und dass sie von der freien Oberfläche durch viel weniger Widerstand bietende Scheidewände getrennt sind. Es ist ferner *a priori* wahrscheinlich, dass an der ganzen äusseren Körperoberfläche Sauerstoff absorbirt wird, weil das Blut stets weniger von diesem Gase enthält, als dem Gleichgewichte der chemischen Kräfte entspricht. Experimentell ist jedoch die Absorption von Sauerstoff noch nicht so dargethan, dass aller Zweifel schweigen müsste.

Bedeutend können die Wassermengen sein, welche durch die Haut den Körper verlassen. Wie gross sie sind, hängt einerseits von äusseren physikalischen Bedingungen ab, denn es ist klar, dass von der Hautoberfläche unter sonst gleichen Umständen um so mehr Wasser verdunsten wird, je geringer die relative Feuchtigkeit der Atmosphäre ist. Andererseits hängt die Wasserverdunstung von dem Durchfeuchtungsgrade der äusseren Hautschicht ab. Beim Schwitzen ist dieser zur vollständigen „Nässe“ gesteigert. Schwerlich sinkt er jemals bis zur sogenannten Lufttrockenheit herab, wo alle Verdunstung aufhören würde. Die durch die Haut während 24 ^{h} entweichende Wassermenge kann unter einigermassen günstigen Umständen sicher 500 bis 800 ^{gr} betragen. Allgemein giltige Normalzahlen lassen sich selbstverständlich nicht geben.

Stickstoff und gasförmige stickstoffhaltige Verbindungen werden beim Gasaustausch durch Lungen und Haut in irgendwie nennenswerther Menge dem Körper weder zugeführt, noch entzogen.

3. Capitel. Innervation der Athmungsorgane.

Die sämmtlichen Muskeln, welche den Luftwechsel in den Lungen bewirken, sowohl die Inspiratoren als die Exspiratoren, gehören bekanntlich zur quergestreiften Skeletmuskulatur, welche ihre Nerven aus dem Rückenmark bezieht. Diese Nerven, *n. phrenicus* für das Zwerchfell und *nervi intercostales* für die gleichnamigen Muskeln und für die Bauchmuskeln etc., treten an sehr verschiedenen Stellen aus dem Rückenmarke hervor. Sie hängen hier wie andere motorischen

Nerven mit Rückenmarkszellen und durch deren Vermittellung mit anderen Nervenelementen zusammen, so dass sie von vielen Seiten her reflectorisch erregt werden können. Es giebt aber eine ganz beschränkte Stelle des verlängerten Markes am Boden der vierten Hirnhöhle dicht vor dem *calamus scriptorius*, von wo aus diesen sämmtlichen Nerven ihre Erregung regelmässig zugeht, sofern sie zu geordneten Athembewegungen führt. Diese Stelle, deren Volum sehr klein ist, nennt man den Lebensknoten, weil ihre Zerstörung den Athembewegungen und damit dem Leben sofort ein Ende macht.

Die Erregung, welche von diesem Athmungscentrum auf die motorischen Nerven des Athemapparates, und zwar beim ruhigen Athmen — nach der vielleicht nicht zutreffenden Annahme (siehe S. 302) der meisten Autoren — ausschliesslich auf die der Inspiratoren periodisch übertragen wird, entsteht durch Reizursachen, welche im Centrum selbst auf die Nervenelemente wirken. Die normalen Athembewegungen können mithin nicht als Reflexbewegungen bezeichnet werden. Diese Behauptung gründet sich darauf, dass jeder beliebige centripetal leitende Nerv, namentlich auch der in die Lunge gehende Vagus durchschnitten werden darf, ohne dass darum die Athembewegungen stille ständen. Selbst Abtrennungen noch so vieler sensiblen Nerven auf einmal hat keinen Stillstand der Athmung zur Folge.

Als Fingerzeig zur Beantwortung der Frage, wodurch der Reiz auf das Athmungscentrum ausgeübt wird, kann füglich folgende teleologische Betrachtung dienen. Offenbar sind die verschiedenen Grade der Thätigkeit des Athmungsapparates dazu bestimmt, die mittlere Beschaffenheit des Blutes annähernd constant zu erhalten, und es würde eine diesem Zwecke dienliche Einrichtung sein, wenn die nervösen Centra dieses Apparates erregbar wären durch venöse Beschaffenheit des in ihnen circulirenden Blutes, derart, dass die Erregung in diesen Centren und mithin die Thätigkeit des Apparates um so lebhafter würde, je venöser das Blut ist. In der That, wenn diese Einrichtung wirklich getroffen wäre, so würde die vermehrte Venosität des Blutes sich selbst beseitigen, da ja vermehrte Thätigkeit des Athmungsapparates mehr Sauerstoff ins Blut und mehr Kohlensäure aus dem Blute schafft, d. h. die Venosität des Blutes mindert Die in Rede stehende Vermuthung lässt sich durch einen einfachen Versuch prüfen. Ist sie richtig, so muss der Reiz im Athmungscentrum vermindert — vielleicht ganz beseitigt — werden können, wenn man durch künstliche Veranstaltungen dafür sorgt, dass das Blut möglichst arteriell gehalten wird. Dies kann bei einem Thiere leicht geschehen, wenn man durch Lufteinblasungen mit einem

Blasebalg seine Lungenluft recht häufig und ausgiebig erneuert. Stellt man diesen Versuch an, so sieht man in der That die Muskulatur des Athemapparates, namentlich das blosgelegte Zwerchfell, immer schwächer arbeiten und zuletzt steht dieselbe gänzlich still. Man hat diesen höchst merkwürdigen Zustand „Apnoe" genannt. Er dauert meist noch einige Zeit an, nachdem die künstliche Athmung eingestellt ist — manchmal über eine Minute — bis die durch das Einblasen natürlich sehr reine Luft der Lungen mit Kohlensäure überladen und an Sauerstoff erschöpft ist und das Blut wieder eine hinlänglich venöse Beschaffenheit angenommen hat, um einen Reiz auszuüben. Dieser Versuch allein ist im Stande, die Vermuthung zur vollen Gewissheit zu erheben, dass die Reizursache für das Athmungscentrum in der venösen Beschaffenheit zu suchen ist, obwohl dabei die starke Reizung des Lungengewebes durch die heftigen Dehnungen beim künstlichen Einblasen nicht ohne Einfluss sind, indem sie hemmend auf die Athmung wirkt. Wenigstens ist für die Nachdauer der Apnoe unerlässlich, dass die Lunge einigermassen gedehnt bleibt. Dem beschriebenen Versuch mag noch die alte Erfahrung an die Seite gestellt werden, dass es das Anhalten des Athmens für längere Zeit, z. B. beim Tauchen, wesentlich erleichtert, wenn man unmittelbar zuvor einige recht tiefe Athemzüge rasch nacheinander ausführt; man macht sich dadurch gleichsam annähernd „apnoisch". Endlich mag noch daran erinnert werden, dass der erste Athemzug des im Uterus „apnoischen" Neugebornen durch das Venöswerden seines Blutes nach Unterbrechung des placentaren Blutlaufes verursacht wird, denn auch innerhalb des Uterus fängt der Fötus an zu inspiriren, sowie die Nabelgefässe zugeklemmt werden.

Dem Zustande der Apnoe stellt sich naturgemäss gegenüber ein Zustand, bei welchem die Erregung im Athemcentrum über das gewöhnliche Maass hinaus gesteigert ist, und bei welchem sich mithin eine angestrengtere Thätigkeit der Athemmuskulatur zeigt. Diesen Zustand nennt man „Dyspnoe". Entsprechend der nunmehr bewiesenen Vermuthung tritt dieser Zustand auf, sowie durch irgend eine Ursache die Venosität des Blutes das gewöhnliche Maass überschreitet. Unter den mannigfachen Ursachen, welche diese Wirkung hervorbringen können, soll eine zunächst in Betracht gezogen werden, die experimentell leicht herzustellen ist und die nach allen Seiten hin ganz sicher den fraglichen Effect hat. Wenn man ein Thier aus einem mit Kohlensäure statt mit Luft gefüllten Raume athmen lässt, so kann es keinen Sauerstoff mehr aufnehmen und keine Kohlensäure abgeben. Sein Blut wird folglich in jeder Beziehung venöser.

Man sieht alsdann sehr bald das Thier tiefere Athemzüge ausführen. Da nun aber trotzdem das Blut natürlich noch immer venöser wird, so wird die Erregung in seinem Athmungscentrum immer heftiger. Die Tiefe der Athemzüge wird durch Betheiligung von immer mehr Muskeln bis zum Maximum gesteigert. Gleichzeitig mit dem Athemcentrum kommt auch das Gefässnervencentrum in stärkere Erregung, so dass bei hohen Graden von Dyspnoe allgemeiner Gefässkrampf und Steigerung des arteriellen Blutdruckes zu Stande kommt (siehe S. 289). Zugleich wird die Pupille erweitert. In den allerhöchsten Graden der Dyspnoe betheiligen sich auch die nicht zum Athemapparate gehörigen Muskeln an der Thätigkeit, bis es zuletzt zu allgemeinen Krämpfen, den sogenannten Erstickungskrämpfen kommt. Dies kann uns nicht verwundern, da bei den allseitigen Verbindungen im Cerebrospinalorgan ein über alle Maassen gesteigerter Erregungssturm in einem beschränkten Theile — hier dem Lebensknoten — auf alle motorischen Centralstellen überspringen kann oder vielmehr muss. Auch die Zweckmässigkeit dieser Einrichtung leuchtet ein, da die heftigen Bewegungen der Extremitäten wohl oft das Thier aus den Umständen befreien können, welche die Arterialisirung seines Blutes hindern.

Dyspnoe bis zu ihrem höchsten Grade, den Erstickungskrämpfen, tritt auch ein, wenn man sämmtliche zum Hirn führende Arterien zuklemmt. Dabei wird offenbar die Blutbewegung im Hirn still gestellt, und das Blut, in seinen Capillaren einmal venös geworden, kann nicht durch neues, arterielles, ersetzt werden, obwohl die übrige Blutmasse nach wie vor arterialisirt wird. Diese Thatsache ist somit ein weiterer Beweis für den Satz, dass die venöse Beschaffenheit des Blutes nur im Hirn selbst an Ort und Stelle den Reiz für das Athemcentrum bildet. Der Zwischenzustand zwischen Dyspnoe und Apnoe d. h. der ruhige Gang der Athmung wird als „Eupnoe" bezeichnet.

Die venöse Beschaffenheit des Blutes unterscheidet sich von der arteriellen, wie früher gezeigt wurde, in zwei Richtungen, nämlich durch einen geringeren Gehalt an Sauerstoff und durch einen grösseren Gehalt an Kohlensäure. Es entsteht daher die Frage, ob die Athmung gesteigert wird durch Verarmung des Blutes an Sauerstoff oder durch Bereicherung an Kohlensäure, oder durch beides zugleich, oder endlich durch ein noch unbekanntes Etwas im venösen Blute.

Auf diese Frage giebt der Versuch eine bestimmte Antwort. Man kann nämlich erstens ein Thier ein sehr kohlensäurereiches Gasgemenge athmen lassen, das aber neben der Kohlensäure auch noch ebenso viel oder mehr Sauerstoff enthält als die atmosphärische

Luft; dann steigt der Kohlensäuregehalt des Blutes, ohne dass darum der Sauerstoffgehalt des Blutes der Arterien abnorm gering wird. Es nimmt eine sozusagen nach einer Seite hin venöse Beschaffenheit an, was durch directe Untersuchung unter solchen Umständen gezogener Blutproben bewiesen ist. Bei einem derartigen Versuche wird nun das Athmen des Thieres sofort angestrengter, namentlich werden die einzelnen Athemzüge tiefer, aber es kommt bei solchen Versuchen nie zu eigentlichen Erstickungskrämpfen. Man kann zweitens das Thier ein Gas, etwa reinen Stickstoff, athmen lassen, dem weder Kohlensäure noch Sauerstoff beigemengt ist. Dann kann sich das Blut in den Lungen seiner Kohlensäure entledigen, aber es muss alsbald an Sauerstoff verarmen. Dies zeigt in der That die Untersuchung einer dabei genommenen Blutprobe. Unter diesen Bedingungen wird aber nicht blos die Athmung bedeutend heftiger, sondern es kommt alsbald zu allgemeinen Erstickungskrämpfen. Hieraus ergiebt sich, dass Ueberladung des Blutes mit Kohlensäure ein Reiz für das Athmungscentrum abgiebt, und es ist kaum zu bezweifeln, dass der Kohlensäuregehalt des Blutes den Regulator für das normale und mässig dyspnoische Athmen bildet, da schon eine sehr geringe Steigerung desselben Vermehrung der Athmung zur Folge hat, während geringe Verzögerung der Sauerstoffaufnahme, wie sie in der verdünnten Luft auf hohen Bergen stattfindet, keine merkliche Vermehrung der Athembewegungen bedingt. Die fulminanten Erstickungskrämpfe dagegen, welche durch tiefe Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes des Blutes herbeigeführt werden, sind sicher nicht einer Reizung durch Kohlensäure zuzuschreiben, deren Menge im Blute, wie vorhin erwähnt ist, dabei gar nicht einmal vermehrt zu sein braucht. Der blosse Mangel an Sauerstoff kann aber doch auch kaum als Reizursache betrachtet werden, und es liegt daher wohl die Vermuthung nahe, dass bei gänzlichem oder fast gänzlichem Sauerstoffmangel im Blute gewisse Producte des Stoffwechsels (siehe S. 252) unverbrannt bleiben, welche als Gifte wirken. In der That haben ja die Erstickungskrämpfe Aehnlichkeit mit den bei manchen Vergiftungen auftretenden Krämpfen.

Wenn auch im Wesentlichen der normale Athemreiz seinen Angriffspunkt in dem Lebensknoten hat und Erregung dieser Stelle zur Auslösung von Athembewegungen genügt, so ist doch gut zu bemerken, dass auch die nächsten Centralstellen der motorischen Nerven der Athemmuskulatur im Rückenmarke durch venöse Beschaffenheit des Blutes reizbar sind. Es können daher bei einem Thiere, dessen verlängertes Mark zerstört ist, noch Zusammenziehungen der Athemmuskeln spontan entstehen. Bei jungen

Thieren erscheinen sie oft sogar als ziemlich geordnete Athembewegungen.

Es könnte scheinen, als ob sich die Periodicität der Athembewegungen aus den bisherigen Erörterungen leicht von selbst ergäbe. Man könnte nämlich denken, wenn das Blut einen gewissen Grad der Venosität erreicht, so übt es einen Athemreiz aus, der eine Einathmung zur Folge hat; durch diese selbst würde aber die Venosität des Blutes herabgemindert, so dass der Reiz im Centrum aufhört und Ruhe der Muskeln eintritt, was eine Ausathmung einfach mechanisch herbeiführen könnte (siehe S. 302); dann stiege wieder die Venosität des Blutes, bis ein neuer Reiz ausgeübt würde u. s. w. Diese Vorstellung, die schon unfähig ist, den (bei manchen Thieren und vielleicht auch beim Menschen normalen) Wechsel activer Exspirationen und Inspirationen zu erklären, lässt sich leicht durch positive Thatsachen widerlegen, die zum Theil schon in den vorstehenden Erörterungen enthalten sind. So war noch soeben die Rede von Versuchen, in denen man ein Thier reine Kohlensäure athmen lässt. Hier kann nicht davon die Rede sein, dass der Athemzug die Venosität des Blutes herabsetzt, vielmehr muss dieselbe ununterbrochen wachsen, und dennoch bleibt auch hier ein periodischer Wechsel zwischen Zusammenziehung und Ruhe der Inspiratoren bestehen. Ferner hat die gedachte Vorstellung das gegen sich, dass ein einziger Athemzug die Beschaffenheit des Blutes in den Capillaren des Nervensystems doch nicht momentan so erheblich ändert, dass sofort der Reiz beseitigt würde. Die Periodicität der Athembewegungen kann also nur in einer Organisation des Nervencentrums selbst bestehen, welche einen stetigen Reizzufluss in periodische Entladungen auf die motorischen Nerven verwandelt. Es müssen mit einem Worte zwischen den reizaufnehmenden Stellen und den Abgangsstellen der motorischen Bahnen im Athmungscentrum „Hemmungsvorrichtungen" eingeschaltet sein, wie solche schon an verschiedenen Orten im Nervensystem nachgewiesen wurden (siehe S. 103).

Die Regulirung des Athmens hat man sich demnach so zu denken: Das Blut der Arterien und ihrer Capillaren hat im Verlaufe des normalen Lebens (d. h. so lange keine Apnoe stattfindet) immer eine mehr oder weniger reizende Beschaffenheit. Es wird also in jedem Zeittheilchen ein gewisses Reizquantum ausgeübt, das wird aber nicht in demselben Momente auf die motorischen Bahnen übertragen, sondern vermöge der Hemmung aufgestaut, bis der Reiz die zum Ueberspringen nöthige Stärke erlangt hat; dann erfolgt eine Entladung und hierauf Ruhe, bis wieder von Neuem die nöthige Stärke erreicht ist. Bei constanter Hemmung würde hiernach die

Häufigkeit der Athemzüge bei gleich bleibender Tiefe in dem Maasse zunehmen, in welchem der Reizzufluss wächst, d. h. je venöser das Blut wird. Da dies aber nicht der Fall ist, sondern da alle Ursachen, welche die Venosität des Blutes steigern, mehr noch die Tiefe der Athemzüge als ihre Häufigkeit steigern, so müssen wir annehmen, dass eine vermehrte Venosität des Blutes nicht blos eine grössere Reizmenge in der Zeiteinheit im Athmungscentrum setzt, sondern zugleich die Hemmungen stärker anspannt. Man beobachtet ferner, dass bei gesteigerter Venosität des Blutes, d. h. bei Dyspnoe, den activen Inspirationen auch starke active Exspirationen folgen. Hieraus ist zu schliessen, dass neben dem für gewöhnlich allein thätigen Inspirationscentrum ein Exspirationscentrum besteht, welchem nur dann gleichsam ein Ueberschuss von Erregung periodisch zufliesst, wenn eben mehr Athemreiz als gewöhnlich im Athmungscentrum ausgeübt wird. Sollte sich die weiter oben ausgesprochene Vermuthung bestätigen, dass auch die ruhige Exspiration — entgegen der jetzt herrschenden Vorstellung — unter Mitwirkung von Muskeln geschieht, so müsste man annehmen, dass abwechselnde Entladungen des Reizes auf ein In- und Exspirationscentrum auch bei mässiger Intensität des Athemreizes stattfinden.

Wenn man ein Thier künstlich einige Grade über seine Normaltemperatur hinaus erwärmt, so werden die Athemzüge tiefer und bedeutend frequenter (Wärmedyspnoe), selbst wenn die Beschaffenheit des Blutes in keiner Weise geändert wird, ja sogar, wenn man durch energische künstlichen Lufteinblasungen für Arterialisirung im höchsten Grade sorgt, und es ist bei einem so erwärmten Thiere der Zustand der Apnoe gar nicht mehr zu erzielen. Dass es sich hierbei nicht um eine reflectorische Einwirkung auf das Athemcentrum handelt — etwa von der erhitzten Haut her — kann man leicht durch folgenden Versuch beweisen. Mit Hilfe gewisser Kunstgriffe gelingt es, das in den Kopfschlagadern fliessende Blut allein zu erwärmen. Sowie das geschieht, steigt die Häufigkeit des Athmens gerade so, wie wenn das ganze Thier erhitzt wird. Daraus ist zu schliessen, dass die Steigerung der Temperatur im Athmungscentrum selbst die Erregbarkeit vermehrt und zugleich die Hemmungen vermindert, so dass dieselbe in der Zeiteinheit gelieferte Reizmenge stärkere und häufigere Athemzüge verursacht. Denselben Zustand des Athemcentrums bringt die Temperatursteigerung durch Fieber hervor.

Der vorstehend geschilderte nervöse Mechanismus würde unter sehr einfachen Bedingungen genügen, den Athmungsprocess an die Bedürfnisse des Körpers anzupassen und die Beschaffenheit des Blutes

nahezu constant zu erhalten. Die Bedingungen, unter denen ein höheres Säugethier und der Mensch insbesondere lebt, sind aber so verwickelt, und es greifen so oft plötzliche und gefahrdrohende Umstände in dieselben ein, dass sich auch diesen der Nervenmechanismus einer so wichtigen Function, wie es das Athmen ist, wenn anders die Species sich erhalten soll, bis zu einem gewissen Grade muss anpassen können. Dies wird ermöglicht durch Einflüsse, welche von unzähligen Stellen des Nervensystems her auf das Athmungscentrum ausgeübt werden können, was bei den unendlich verwickelten Verbindungen zwischen den Ganglienzellen des Hirns und Rückenmarkes von vornherein sehr wahrscheinlich ist.

Es ist vor allem leicht zu beweisen, dass von den Theilen des Hirns aus, deren Erregungen, subjectiv angeschaut, bewusste Willensacte heissen, Nervenbahnen zum Athmungscentrum führen, die mit seinen einzelnen Theilen in verschiedenartiger Verknüpfung stehen. Die beweisenden Versuche, die Jeder an seinem eigenen Körper jeden Augenblick anstellen kann, sind folgende. Man kann erstens in jedem Augenblicke eine Inspiration willkürlich anfangen, welche Phase der Athmung auch gerade im Gange ist. Das heisst anatomisch und physiologisch gesprochen: von den Organen der bewussten Willkür im Hirn aus müssen Nervenbahnen zum Inspirationscentrum führen und hier so verknüpft sein, dass eine auf ihnen vorschreitende Erregung an den Hemmungsapparaten vorüber sofort zu den motorischen Nerven der Einathmungsmuskeln gelangt. Man kann ganz ebenso zweitens in jedem beliebigen Augenblick eine active Exspiration willkürlich ausführen. Dies heisst mit anderen Worten: es gehen von den Organen der Willkür Nervenbahnen zum Exspirationscentrum und sind daselbst so eingepflanzt, dass die auf ihnen vorschreitende Erregung ohne Hemmung auf die motorischen Nerven der Exspirationsmuskulatur übertragen wird. Man kann drittens jede Inspiration, welche schon im Gange ist oder nach dem eben bestehenden Athemrhythmus gerade anfangen sollte, willkürlich aufhören lassen oder hintanhalten, und zwar geschieht dies, wie die Selbstbeobachtung aufs Unzweideutigste lehrt, nicht etwa durch Spannung der antagonistischen Muskeln, sondern dadurch, dass die Uebertragung des vorhandenen Reizes auf die Inspiratoren im Nervencentrum selbst gehemmt wird. Diese allbekannte Thatsache (welche beiläufig gesagt vielleicht der beste Beweis für Hemmungen im Nervensystem überhaupt ist — ein besserer, als alle Vivisectionen geben können) lehrt uns die Existenz von Nervenbahnen kennen, welche die Organe der Willkür derart mit den Hemmungen der Inspiration verknüpfen, dass Erregung, welche auf diesen Bahnen ankommt, jene Hemmungen

verstärkt. Endlich viertens muss es Bahnen von den Organen der Willkür zu den Hemmungen der Exspiration geben, denn man kann auch jede beginnende oder im Gange befindliche active Exspiration willkürlich hemmen.

Das Athmungscentrum steht ferner mit der ganzen sensiblen Hautperipherie in Verbindung. Dies zeigt sich namentlich in der Jedermann bekannten Erscheinung, dass Benetzung eines einigermassen grossen Theiles der Rumpfhautoberfläche mit kaltem Wasser stets eine tiefe Inspiration und hierauf folgenden länger dauernden Stillstand der Athembewegungen zur Folge hat. Es müssen also durch Kälte reizbare Nervenfasern von der Haut zum Athmungscentrum gehen, deren Erregung sich zunächst reflectorisch auf die Inspiratoren entladet und sodann die Hemmungen verstärkt. Man könnte wohl daran denken, dass die Zweckmässigkeit dieses ganz eigenthümlichen Mechanismus beim unerwarteten Fallen des Körpers in Wasser zur Geltung käme, wo der Athemzug, so lange der Kopf noch über der Oberfläche ist, einen Vorrath von frischer Luft in die Lunge bringt und der folgende Stillstand der Bewegung ein Eindringen von Wasser zu hindern bestimmt ist.

Eine mächtige Reflexwirkung auf das Athemcentrum übt Reizung der sensiblen Nerven am Eingange der Athmungswege, nämlich der Nasenäste des *n. trigeminus* aus. Es ist dies der Vorgang des sogenannten Niesens, bestehend in einer tiefen Inspiration mit darauffolgender heftiger Exspiration, die durch vorausgehenden Verschluss des Kehlkopfes explosiv gemacht wird. Gleichzeitiger Abschluss der Mundhöhle durch die gegen den Gaumen gedrückte Zungenwurzel lenkt den heftigen Luftstrom in die Nase. Dieser Vorgang hat offenbar den Zweck, reizende Körper aus der Nase zu entfernen. Bei Kaninchen beobachtet man, dass auf Reizung der Nasenschleimhaut durch Ammoniak oder saure Dämpfe die Athmung einfach stillsteht — ebenfalls eine zweckmässige Einrichtung zum Schutz gegen das Einathmen schädlicher Gase.

Die im weiteren Verlaufe der Luftwege peripherisch endigenden Nervenfasern gelangen bekanntlich alle im Stamme des *n. vagus* zum Hirn. Es lag daher von vornherein nahe, zu vermuthen, dass dieser Nerv in besonders innigen Beziehungen zum Athmungscentrum stehe. Man hat auch schon frühzeitig untersucht, ob Durchschneidung oder Reizung des *n. vagus* von Einfluss auf die Athembewegungen sei. Es ist daher vor Allem die Thatsache festgestellt, dass nach Durchschneidung beider Vagusstämme am Halse das Athmen langsamer wird. Wenn man alsdann einen centralen Vagusstumpf reizt, so zeigen sich nicht ganz constante Erscheinungen, was offenbar daher

rührt, dass dieser Nervenstamm verschiedene Fasergattungen enthält, deren verschiedene Verknüpfung mit dem Athmungscentrum ganz verschiedenartige Einflüsse auf dasselbe bedingt. Da die Fasern des Vagusstammes anatomisch nicht trennbar und daher isolirter Reizung nicht zugänglich sind, so muss man auf indirectem Wege die Beziehungen der verschiedenen Vagusfasern zum Athmungscentrum zu erschliessen suchen. Mehrere leicht zu beobachtende Thatsachen können zu solchen Schlüssen verwendet werden. Wenn man einem Thiere in dem Augenblicke, wo gerade eine Einathmung beginnt, die Luftwege verengert oder gänzlich sperrt, so dauert die nun folgende Zusammenziehung der Inspiratoren sehr viel länger, als nach dem bis dahin stattgehabten Athmungsrhythmus zu erwarten gewesen wäre. Diese Erscheinung ist sicher in irgend einer Weise von Erregung abhängig, welche auf der Bahn des Vagus von dem Lungengewebe zum Hirn geleitet wird, denn die Erscheinung bleibt aus, sowie die *nervi vagi* am Halse durchschnitten sind. Man kann sie durch folgende Annahme erklären: Es giebt gewisse Nervenfasern, die vom Lungengewebe im Vagus aufsteigen und mit den Hemmungen der Inspiration derart verknüpft sind, dass ihre Erregung diese Hemmung verstärkt, und deren Erregung unter Vermittelung eines uns noch unbekannten Endapparates durch Dehnung der Lunge zu Stande kommt. Nach dieser Annahme nämlich wird ein natürlicher freier Athemzug sich selbst hemmen, noch ehe der ganze vorhandene Athemreiz entladen ist. Wenn man aber durch Sperrung der Luftwege die Ausdehnung der Lunge und mithin die Erregung der in Rede stehenden hypothetischen Fasern hindert, dann dauert die Entladung des vorhandenen Athemreizes auf die Inspiratoren, d. h. die Contraction der letzteren länger fort. Die Wahrscheinlichkeit der Existenz dieser Fasern wird noch vermehrt durch folgende Thatsache: wenn man die Luftwege beengt in dem Augenblicke, wo die Inspiration vollendet ist, so dauert die nun folgende Erschlaffung der Inspiratoren (d. h. die Exspirationsphase) länger, als nach dem Rythmus zu erwarten gewesen wäre. In der That, nach unserer Hypothese muss dies so sein, da ja die Beengung der Luftwege die Lunge gedehnt und mithin die gedachten Hemmungsnerven in Erregung erhält. Diese beiden Erscheinungen vereinigen sich in der bekannten Beobachtung, dass jede andauernde Einengung der Luftwege den Athmungsrhythmus im Ganzen verlangsamt.

Wenn man durch äussere Einflüsse, etwa durch Aussaugen, plötzlich die Lunge eines Thieres collabiren macht, so erfolgt sofort — es mag nach dem gerade bestehenden Rythmus zu erwarten sein, was da wolle — eine Inspiration, jedoch nur, wenn wenigstens

ein *n. vagus* unverletzt ist. Dies deutet auf die Existenz einer zweiten Nervenfasergruppe, welche vom Lungengewebe im Vagus zur Hemmung der Inspiration im Hirn gehen und damit derart verknüpft sind, dass ihre Erregung diese Hemmung abspannt oder aufhebt, und die durch Collaps des Lungengewebes gereizt werden. Der beschriebene Versuch könnte freilich auch so gedeutet werden, dass die durch Collaps der Lunge reizbaren Vagusfasern einfach reflektorisch auf das Inspirationscentrum wirkten. Dies wird aber dadurch unwahrscheinlich, dass der Erfolg ausbleibt, wenn das Thier apnoisch ist, das heisst, wenn kein vom Blute ausgeübter Athemreiz vorhanden ist.

Bei dem soeben beschriebenen Versuche bemerkt man noch, dass, wenn gerade eine active Exspiration im Gange ist, diese sofort aufhört, nicht etwa blos durch die Zusammenziehung der Inspiratoren überwunden wird. Dies macht eine dritte Gattung von Lungenfasern des Vagus wahrscheinlich, welche, gleichfalls durch Collaps des Lungengewebes reizbar, die Hemmung der Exspiration verstärken.

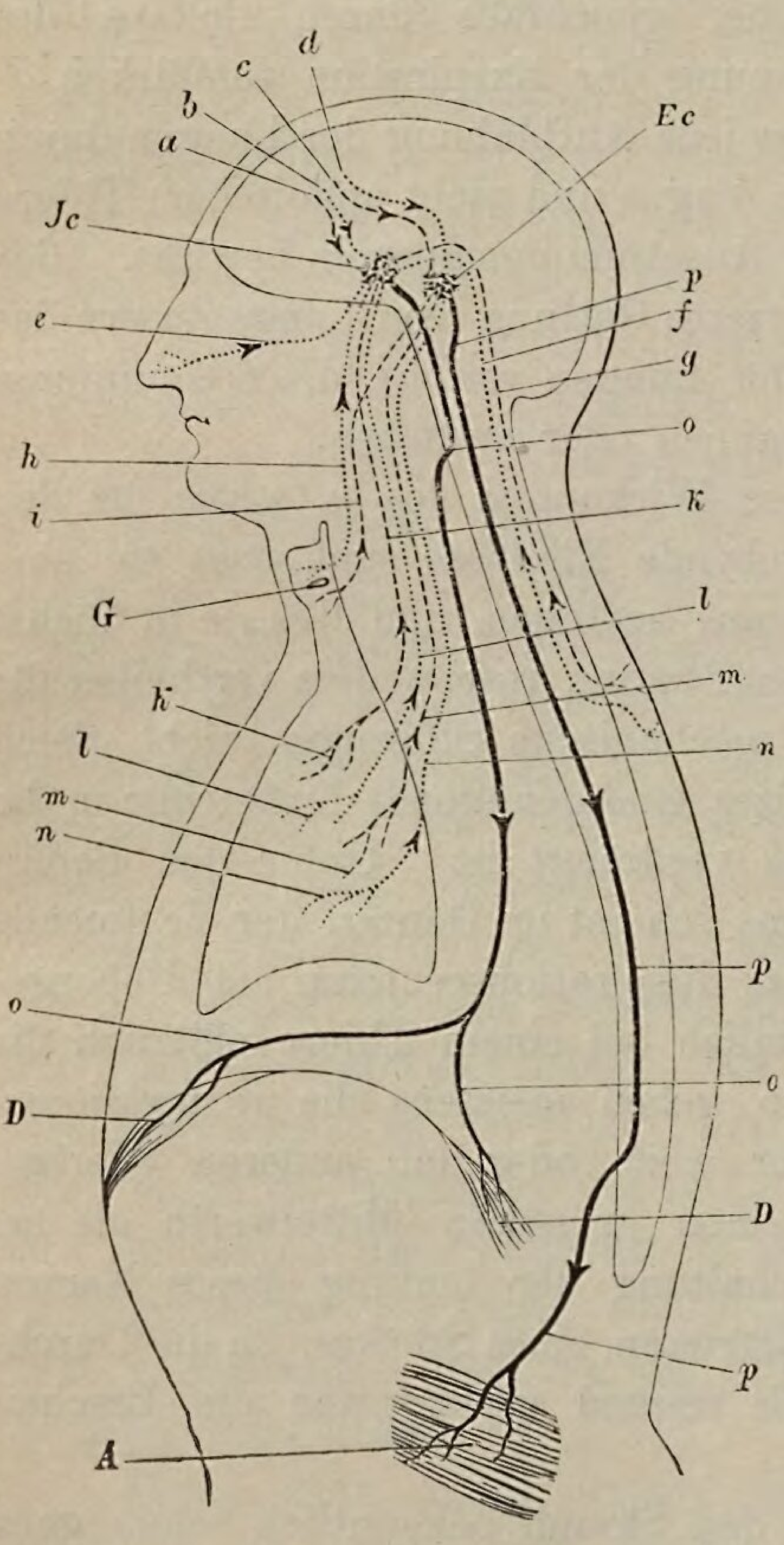
Man beobachtet viertens, dass jede Aufblähung der Lungen durch äussere Ursachen bei unversehrtem Vagus und nicht apnoischem Thiere eine active Zusammenziehung der Ausathmungsmuskeln bewirkt. Dies kann erklärt werden durch eine vierte Gattung von Lungenfasern des Vagus, welche, durch Dehnung der Lungen reizbar, die Hemmungen des Exspirationscentrums herabspannen oder aufheben.

Man sieht sogleich, dass diese Wirkungen des *n. vagus* für den normalen Athemrhythmus massgebende Einflüsse sind, dass sie eine „Selbststeuerung" des Lungenvolums bedingen, und dass sie in höchst zweckmässiger Weise Athemreiz aufsparen, resp. anders vertheilen für solche Ausnahmefälle, wo durch mechanische Störungen nicht gleich bei der ersten Entladung des Reizes eine genügende Luftmenge in die Lunge aufgenommen oder daraus verdrängt ist. Unter den Bedingungen des gewöhnlichen Athmens scheint im Ganzen der hemmende Einfluss der Vagusfasern auf das Inspirationscentrum im Uebergewicht zu sein. Schaltet man nämlich bei einem Thiere plötzlich die Wirkung des Vagus ganz aus, so gehen meistens die Inspirationen weiter, die Exspirationen weniger weit, oder mit anderen Worten, das Brustvolum schwankt um einen grösseren Mittelwerth als bei unversehrtem Vagus. Die Ausschaltung der Leitung dieses Nerven geschieht am sichersten durch Erfrieren eines Stückes, da die Durchschneidung in der Regel zugleich reizend wirkt, was die Erscheinungen complicirt.

Ein Ast des Vagus verlässt den Stamm bekanntlich schon ganz hoch oben am Halse und begiebt sich zur Schleimhaut des Kehlkopfes, der sogenannte *ramus laryngeus superior.* Er enthält zwei

Gattungen von Fasern, die zur Mechanik des Athmens in Beziehung stehen: die einen, deren peripherische Enden oberhalb der Stimmritze liegen, gehen zum Hemmungscentrum der Inspiration, welches durch ihre Erregung stärker gespannt wird. Eine Reizung dieser Fasern sistirt daher sofort die Einathmung. Während des Lebens wird diese Reizung wohl am öftesten eine mechanische sein durch irgend einen oberhalb der Stimmritze die Schleimhaut berührenden fremden Körper. Die merkwürdige Zweckmässigkeit dieser Einrichtung leuchtet sofort ein, denn es wird dadurch der fremde Körper womöglich am weiteren Eindringen in die Luftwege gehindert. Ebenso wird es auch mit reizenden Gasarten sein. Die unterhalb der Stimmritze peripherisch endigenden Fasern des *laryngeus superior* stehen mit dem Exspirationscentrum in derartiger Verbindung, dass ihre Erregung einfach auf die Ausathmungsmuskeln reflectirt wird. Zu gleicher Zeit werden noch andere Reflexe durch Reizung dieser Nervenfasern mit erregt, insbesondere ein kurz andauernder Verschluss der Stimmritze, der die Ausathmung zu einer Explosion macht. Mit einem Worte, die Reizung der in Rede stehenden Nervenfasern führt zu einem geordneten Complex von Bewegungen, der unter dem Namen des „Hustens“ bekannt ist. Die Pathologie kennt Thatsachen, welche beweisen, dass auch durch gewisse Reizungen des Lungengewebes Husten entstehen kann. Man muss also annehmen, dass auch unter den Lungenfasern des Vagus solche sind, welche im Centrum ebenso verknüpft sind wie die zuletzt betrachteten Fasern des *laryngeus superior*.

Fig. 46.



In Figur 46 ist versucht, eine schematische Darstellung der wichtigsten Nervenverbindungen des Respirationscentrums zu geben. Die Disposition im Ganzen ist wie in Figur 43, und ebenso wie dort bedeuten stark ausgezogene

Linien eigentlich motorische Bahnen, gestrichelte Linien Nervenbahnen, deren Erregung schliesslich auf motorische einfach übertragen wird oder Uebertragung anderer Erregung auf motorische Bahnen erleichtert; punktirte Linien bedeuten solche Nervenbahnen, deren Erregung Hemmung von Bewegungen zum schliesslichen Erfolg hat. Durch hie und da angebrachte Pfeilspitzen wird der regelmässige Sinn der Fortpflanzung in den betreffenden Nervenbahnen angedeutet. Die netzartige Gruppe *Jc* ist das Centralorgan der Inspiration, *Ec* das der Exspiration. Die ausgezogene Linie *o*, unten in zwei Zweige vertheilt, stellt die motorischen Fasern der Inspirationsmuskulatur dar, welche durch das Zwerchfell bei *D* repräsentirt ist. Ebenso stellt die Linie *p* die motorischen Bahnen vom Exspirationscentrum durch das Rückenmark zur Exspirationsmuskulatur dar. Letztere ist unter *A* dargestellt (an die Lage des *obl. abdominis internus* etwa erinnernd). Die gestrichelte Linie *a* bedeutet die Fasern, welche die willkürliche Anregung einer Inspiration vermitteln. Die punktirte Linie bei *b* repräsentirt die Fasern, deren Erregung bei der willkürlichen Hemmung resp. Unterbrechung der Inspiration im Spiel ist. Ebenso sind *c* und *d* die Fasern, welche willkürliche Anregung und willkürliche Hemmung oder Unterbrechung der Exspiration vermitteln (siehe S. 322). — *f* und *g* sind Repräsentanten der Nervenfasern, welche die Reflexe von der sensiblen Oberhaut auf die Athemmuskulatur vermitteln, *g* anregend, *f* hemmend für Inspiration (siehe S. 323). *e* und *h* sind die Hemmungsfasern für Inspiration von der Nasen- und Kehlkopfschleimhaut (siehe S. 323 und 326), *i* sind die Fasern des *laryngeus superior*, welche die Exspiration reflectorisch erregen können (siehe S. 326). — *l* sind die für das Inspirationscentrum hemmenden Fasern des Vagus, deren Enden durch Dehnung des Lungengewebes gereizt werden. *n* sind die durch Zusammendrückung des Lungengewebes reizbaren Hemmungsfasern für das Exspirationscentrum. *k* sind die ebenfalls durch Zusammendrückung der Lunge reizbaren Fasern, welche die Erregbarkeit des Inspirationscentrums erhöhen, und endlich repräsentirt *m* die Vagusfasern, welche, durch Dehnung des Lungengewebes gereizt, die Erregbarkeit im Exspirationscentrum erhöhen (siehe S. 324 und 325).

8. Abschnitt. Secretionen.

1. Capitel. Allgemeines.

Der im vorigen Abschnitt untersuchten Veränderung, welche das Blut beim Strömen durch die Lungencapillaren erleidet, stellt sich diejenige gegenüber, welcher es beim Durchgange durch die Haargefässe des grossen Kreislaufes unterworfen ist. Während das Blut sich dort aus venösem in arterielles verwandelt, wird es hier aus dem arteriellen Zustande wieder in den venösen übergeführt. Es wäre nun die Aufgabe der Physiologie, zu untersuchen, wie diese Aenderung zu Stande kommt und welche weiteren Erscheinungen sich daran knüpfen. Das venöse Blut der verschiedenen Organe ist selbstverständlich nicht vollkommen dasselbe, da es eben mit ganz verschieden zusammengesetzten Theilen im Stoffaustausch gewesen ist. Manche dieser Unterschiede sind schon chemisch nachgewiesen. So sahen wir (siehe S. 253), dass Erstickungsblut aus thätigen Muskeln besonders reich an reducirenden Stoffen sei.

In allen Provinzen des Gefässsystems führen die Venen nicht mehr die ganze Flüssigkeitsmenge, welche durch die Arterien zugeführt wird, einen Theil derselben hat nämlich der Blutdruck durch die Capillarwände durchgepresst und er bildet die Tränkungsflüssigkeit, welche sich überall in den Gewebslücken findet. Wir haben schon an einer anderen Stelle (siehe S. 277) gesehen, dass von dieser Tränkungsflüssigkeit der grösste Theil, ohneweiters durch immer neues nachdringende Filtrat fortgeschoben, auf die Lymphwege gelangt und schliesslich in die Venen zurückkehrt. Bei ihrer Anwesenheit in den Gewebslücken vollzieht aber die Tränkungsflüssigkeit oder das Bluttranssudat eine höchst wichtige Function: es vermittelt die „Ernährung der Gewebe“. Es spült nämlich das Transsudat einerseits die bei der Function der Gewebebestandtheile unbrauchbar gewordenen Stoffe weg, denn sonst würden sich dieselben allmählich in den Geweben selbst anhäufen, was doch nicht der Fall ist. Ein Theil derselben wird allerdings vielleicht sofort durch Diffusionsprocesse den Blutcapillaren überliefert, wohl namentlich jene leicht

oxydablen Stoffe, die im Venenblute angenommen werden mussten (siehe S. 252). Andererseits kann nur das Transsudat die Quelle sein, aus welcher die Gewebselemente neues Material zu ihrem Aufbau, Wachsthum und Ersatz des Verbrauchten schöpfen.

Die Ernährung der Gewebe sollte hiernach einen der wichtigsten Abschnitte der Lehre von den vegetativen Functionen bilden. Leider hat aber dieser Abschnitt heutzutage nicht viel mehr als die Ueberschrift. Nur was mit dem Mikroskope von dem Aufbau und den Formveränderungen der Gewebselemente sichtbar ist, hat bis jetzt genauer erforscht werden können und wird hergebrachtermassen in einer abgesonderten Disciplin, der „Gewebelehre“, vorgetragen. Das wenige eigentlich Physiologische, was über die Ernährung bekannt ist, hat schon bei der Function derselben, z. B. in der Lehre von der Muskelzusammenziehung, seine Stelle gefunden. Nur über die „Ernährung“ einer Classe von Organen, nämlich der Drüsen, wo dieselbe eine ganz eigenthümliche Richtung nimmt, haben wir wenigstens einige genauere Kenntnisse, und diese sollen den Inhalt des gegenwärtigen Abschnittes ausmachen.

Die besondere Richtung, welche die Ernährung der Drüsengewebe nimmt, besteht darin, dass ein grosser Theil der von den Elementen dieser Gewebe gelieferten Producte nicht in Lymphe und Blut zurückgenommen, sondern an die freie Oberfläche des Körpers ergossen wird. Man muss dabei zur freien Oberfläche des Körpers auch die innere Fläche des Darmkanales rechnen. Dies ist übrigens geometrisch gerechtfertigt, denn das Darmlumen ist nur eine Einstülpung der Körperoberfläche, und man kann von jedem Punkte im Innern des Darmrohres auf zwei Wegen durch Mund oder After ins Freie gelangen, ohne eine Scheidewand zu passiren.

Dass Producte der Drüsenelemente an die Oberfläche des Körpers treten, „secernirt“ werden, wie man es ausdrückt, wird begreiflich, wenn man den Bau der Drüsen in der Entwickelung verfolgt. Sie sind nämlich durchweg Einstülpungen von der freien Oberfläche des Körpers und im Innern ausgekleidet mit Fortsetzungen der die ganze freie Körperoberfläche bedeckenden Zellenschicht, des sogenannten „Epithels“. Manche Drüsen sind noch im ausgewachsenen Zustande als solche Einstülpungen leicht zu erkennen, indem sie nur einfache ganz kurze, blind endende Schläuche darstellen. Bei anderen Drüsen ist die Einstülpung in der verwickeltesten Weise verzweigt und zu einem massigen Organe zusammengeballt, das nur noch durch einen langen engen Kanal — den Ausführungsgang der Drüse — mit der freien Körperoberfläche communicirt. Zwischen den blinden Enden

der ganzen Einstülpung sind meist reichliche Blutgefässe verzweigt, welche das Material für die Ernährung der in jenen Enden enthaltenen modificirten Epithelzellen, d. h. der Drüsenzellen, liefern.

Indem man nur den Anfangs- und Endpunkt des ganzen Herganges ins Auge fasst, kann man die Secretion in einer Drüse auffassen als einen Strom von Flüssigkeit aus dem Blute ins Innere der Drüsenräume, resp. durch den Ausführungsgang an die freie Körperoberfläche, und man kann die Frage vom rein mechanischen Gesichtspunkte aus aufwerfen, welche Kräfte diesen Strom in Gang setzen. Vor Allem ist ohne Zweifel der Blutdruck thätig, der, wie schon früher gezeigt wurde, Flüssigkeit durch die Capillarwände durchtreibt. Diese Flüssigkeit befindet sich dann aber erst in den Lymphräumen, welche die Drüsenräume umgeben. In letztere selbst kann — wo nicht ganz besondere Veranstaltungen gegeben sind — der Blutdruck allein die Flüssigkeit nicht treiben. Denn wenn der Druck des Transsudates hoch stiege, müsste er die mit zartesten Wänden versehenen Drüsenschläuche eher comprimiren, ehe er Flüssigkeit hineintriebe, da ja das Transsudat regelmässig auf der convexen Seite der Drüsenschlauchwand liegt. Ins Innere der Drüsenschläuche hinein kann dagegen Flüssigkeit aus den Lymphräumen durch endosmotische Kräfte angesaugt werden. Freilich wissen wir darüber nicht viel und namentlich in den besonderen Fällen sind uns die Körper unbekannt, welche etwa im Innern der Drüsenschläuche als Centra der Anziehung wirken könnten. Da manche Drüsen auf Nervenerregung fast momentan bedeutende Secretmengen liefern, so müsste man — was keineswegs widersinnig ist — etwa annehmen, dass im Innern der Drüsenräume unter dem Einflusse der Nervenerregung ganz plötzlich Zersetzungen vor sich gehen, welche Producte von grosser endosmotischer Anziehungskraft zu Wasser liefern. Diese Abhängigkeit vom Nervensystem, welche manche Drüsen den quergestreiften Muskeln geradezu an die Seite stellt, lässt auch an elektrische Kräfte denken, die ja bei der Muskelthätigkeit höchst wahrscheinlich eine Rolle spielen. Bekanntlich führt der elektrische Strom durch permeable Scheidewände alle leitenden Flüssigkeiten in der Richtung der Bewegung der positiven Elektricität. An der Drüsenschicht der Froschhaut und des Froschdarmes hat man auch wirklich Spuren elektromotorischer Wirksamkeit nachgewiesen. Die erstere erleidet sogar durch Tetanisiren des Rückenmarkes eine negative Schwankung wie die des Muskels. Manche Forscher wollen auch diese elektromotorische Wirksamkeit auf eigentlich muskulöse Elemente des Gewebes beziehen. Jedesfalls lässt sich noch keine theoretische Vorstellung über das Wesen irgend einer Secretion auf die fragliche Thatsache gründen.

Es mag hier noch einmal ausdrücklich hervorgehoben werden, dass keine Secretion in einfacher Ueberführung unveränderter Blutbestandtheile in den Drüsenausführungsgang besteht. Bei allen sind vielmehr die übergeführten Stoffe zeitweise Bestandtheile der Drüsenzellen und erleiden durch ihren Vegetationsakt chemische Umsetzungen.

Indem wir nunmehr zu den einzelnen Drüsen übergehen, soll der Anfang mit denjenigen gemacht werden, welche ihr Secret in den Darmkanal ergiessen, wo es dann noch zu weiteren Verrichtungen dient, die in der Lehre von der Verdauung später zu erörtern sind. Indem wir dem Darmkanal, von der Mundöffnung anfangend, nachgehen, stossen wir zuerst auf die Speicheldrüsen.

2. Capitel. Secretion der Verdauungssäfte.

I. Speicheldrüsen.

Der Mensch und die höheren Säugethierfamilien besitzen jederseits drei grössere Drüsen, welche ihr Secret in die Mundhöhle ergiessen: *Glandula parotis*, *gl. submaxillaris* und *gl. sublingualis.* Ihre Lage und die ihrer Ausführungsgänge ist aus der Anatomie bekannt.

Schon durch leicht anzustellende Beobachtungen am eigenen Körper kann man sich überzeugen, dass die Thätigkeit dieser Drüsen in ausgezeichneter Weise vom Nervensystem abhängig ist. Man kann, sozusagen, willkürlich massenhaft Speichel secerniren. Man braucht nur mit Zunge, Lippen und Wangenmuskeln (nicht, wie häufig angegeben wird, mit den Kaumuskeln) Bewegungen zu machen, wie wenn man einen Speisebissen im Munde umwälzte und bald wird sich der Mund mit der unter dem Namen des Speichels bekannten Flüssigkeit füllen, welche dabei vorzugsweise aus der *gl. parotis* zu fliessen scheint. Ferner ist bekannt, dass eine Benetzung der Zunge mit Säure sofort eine reichliche Secretion von der *gl. submaxillaris* zur Folge hat. Ja die lebhafte Vorstellung von saurem Geschmack regt oft schon die Secretion an. Dass es sich hier um Nerveneinfluss handelt, versteht sich von selbst, und dass wir es mit einer wirklichen Absonderung auf Nerveneinfluss zu thun haben, nicht etwa mit dem blossen Auspressen schon vorräthiger Flüssigkeitsmengen, geht daraus hervor, dass die Quellen ziemlich unerschöpflich fliessen; wenigstens gelingt es leicht, in kurzer Zeit mehr Speichel abzusondern, als das Volum der ganzen Drüsen ausmacht, und dabei nimmt das letztere durchaus nicht merklich ab.

Genauer experimentell studirt ist der Nerveneinfluss an der *gl. submaxillaris* des Hundes. Sie bekommt einen Nerven vom *ramus lingualis trigemini*, der mit dem Ausführungsgange in die Drüse eintritt, und ausserdem Zweige vom Halssympathicus, welche, den Arterien folgend, zur Drüse gelangen. Bindet man in den Ausführungsgang der Drüse ein Röhrchen ein und macht vorläufig keine weitere Operation, so findet man in der Regel die Secretion in mässigem Gange und sieht von Zeit zu Zeit ein Tröpfchen Flüssigkeit aus dem eingebundenen Röhrchen austreten. Bringt man einen Tropfen Essigsäure in das Maul des Hundes, so wird sofort der Speichelstrom colossal vermehrt. Durchschneidet man alsdann den *n. lingualis* oberhalb der Stelle, wo der Drüsennerv abgeht, so steht die Secretion alsbald vollständig still. Sowie man nun den peripherischen Stumpf des *n. lingualis*, resp. den Drüsenast reizt, z. B. durch Inductionsströme, so fliesst der Speichel wieder reichlich aus dem Röhrchen aus, und wenn der Reiz aufhört, so sinkt auch bald wieder die Absonderung auf Null oder auf einen kaum merklichen Werth. Man kann diesen Versuch viele Male hintereinander wiederholen in ähnlicher Art, wie man einen Muskel unzählige Mal durch Reizung seines Nerven zur Zusammenziehung und durch Aussetzen des Reizes wieder zur Erschlaffung bringen kann. Die Analogie des in Rede stehenden Vorganges mit der Zusammenziehung des Muskels wird noch durch die Thatsache gesteigert, dass bei Reizung des Drüsenastes vom *n. lingualis* eine namhafte Wärmemenge in der Drüse frei wird. Sie ist so beträchtlich, dass dadurch die Temperatur der Drüse um einen ganzen Grad über die des arteriellen Blutes und der umgebenden Gewebe steigen kann. Eine solche Wärmemenge kann natürlich nicht entstehen durch die Arbeit der mechanischen Kräfte, welche die Widerstände überwinden, die sich der Bewegung der Flüssigkeit aus den Blutgefässen in die Drüsenschläuche widersetzen; sie kann offenbar nur erklärt werden durch Verbrennungsprocesse, welche in den Drüsenelementen unter dem Einflusse des Nervenreizes geschehen.

Es liegt nach dem Vorstehenden folgende Vermuthung nahe: durch die Reizung der Nerven wird in den Drüsenzellen ein chemischer Process angeregt, welcher irgend ein Product liefert, das eine ausserordentlich grosse endosmotische Anziehung zum Wasser hat. Es zieht daher aus den umgebenden Lymphdrüsen rasch bedeutende Wassermengen ins Innere der Drüsenräume, die mit den darin gelösten Stoffen zum Ausführungsgange heraus müssen, da kein anderer Ausweg gegeben ist. Man hat sogar die bestimmtere Vermuthung ausgesprochen, dass der im Speichel vorhandene Schleimstoff dieser

endosmotisch Wasser anziehende Körper sei, jedoch ist ein Beweis dafür nicht geliefert.

Wenn man das in den Speichelgang eingebundene Röhrchen durch ein Quecksilbermanometer verschliesst und nun den *n. lingualis* reizt, so treibt der nachrückende Speichel die Säule des Manometers leicht auf eine Höhe von 200 ^{mm} und darüber, auf eine Höhe, welche den etwa gleichzeitig in der *art. carotis* gemessenen Blutdruck weit übersteigen kann. Erst wenn solche Druckwerthe eingetreten sind, steht die Absonderung trotz fortdauerndes Reizes still. Man sieht hieraus, dass sehr grosse Kräfte die Speichelflüssigkeit ins Innere der Drüsenschläuche treiben, und dass es insbesondere der Druck des Blutes nicht sein kann, der diese Wirkung ausübt.

Die längere Zeit gereizt gewesene Drüse zeigt auch unter dem Mikroskope ein anderes Ansehen als die ausgeruhte. Während nämlich ein grosser Theil der Zellen in der ausgeruhten Drüse sich als glashelle Kugeln darstellen und ein kleinerer Theil mit krümlichen Protoplasma gefüllt erscheint, herrschen in der gereizt gewesenen Drüse die Zellen der letzteren Art vor. Das Secret bildet sich offenbar aus den auf Reizung aus den Zellen austretenden glasigen Massen.

Die Speicheldrüsenfasern des *n. lingualis* stammen, wie schon wegen der durchaus centripetal leitenden Natur des Trigeminus wahrscheinlich ist, nicht aus den Wurzeln dieses Nerven, sondern werden ihm erst beigegeben durch die als *chorda tympani* bekannte Anastomose mit dem zu centrifugaler Leitung bestimmten *n. facialis.* Dies lässt sich dadurch beweisen, dass die Reizung der *chorda tympani* an Stellen, wo sie noch isolirt ist, Speichelfluss zur Folge hat.

Die Secretion der Submaxillardrüse des Hundes kann auch durch Reizung des Sympathicus am Halse angeregt werden, jedoch wird dabei die Secretion nie so massenhaft wie bei der Reizung des *n. lingualis.* Ausserdem hat der auf Reizung des Sympathicus fliessende Speichel eine andere Beschaffenheit; er ist nämlich durch aufgeschwemmte feste Theilchen trübe und schleimig zähe, während der auf Reizung des Lingualis fliessende ganz klar, dünnflüssig und nur mässig fadenziehend ist. Einen hohen Druck von etwa 150 ^{mm} Quecksilber kann man übrigens auch durch den unter dem Einflusse des Sympathicus abgesonderten Speichel in den Speichelgängen erzeugen. Auch Temperaturerhöhung der Drüse findet bei Reizung des Sympathicus statt.

Eine seltsame, mit dem Vorstehenden noch nicht in Einklang gebrachte Thatsache ist die sogenannte paralytische Secretion der Submaxillardrüse, welche einige Stunden nach der Durchschneidung sämmtlicher Drüsennerven auftritt und mehrere Tage bis zur voll-

ständigen Degeneration der Nerven bis zur Peripherie andauert. Sie liefert bedeutende Mengen eines dünnflüssigen Secretes. Man vermuthet, die paralytische Secretion könne daher rühren, dass in dem nach Nervendurchschneidung natürlich vollständig stagnirenden Drüseninhalte Zersetzungen platzgriffen, welche die Drüsenzellen direct reizende Producte lieferten. Eine ähnliche Secretion wird durch Curarevergiftung angeregt.

Die beiden Drüsennerven, nämlich der Drüsenast des Lingualis und die Drüsenästchen des *n. sympathicus*, beherrschen nicht blos die eigentlich secretorischen Elemente der Drüse, sondern auch ihre Gefässe. Der Sympathicus liefert für dieselben, wie auch in anderen Gefässprovinzen, die eigentlich motorischen Nerven. Auf Reizung des Sympathicus ziehen sich die Gefässe der Drüse zusammen; der Blutstrom in ihr wird so langsam, dass aus einer geöffneten Vene nur wenige dunkelschwarze Bluttropfen aussickern. Reizt man dagegen den Lingualisast, so quillt aus der geöffneten Vene das Blut mächtig hervor und zeigt ein fast noch arterielles Roth; es hat die Drüse so rasch durchströmt, dass es nicht Zeit hatte, sich in venöses Blut zu verwandeln. Der Lingualisast muss also Nervenfasern enthalten, welche die auf den sympathischen Bahnen zu den Gefässmuskeln strebenden Erregungen hemmen, ähnlich wie die *nervi erigentes* (siehe S. 291).

Die Thätigkeit der Drüsenzellen wird durch einige Gifte, Physostigmin, Digitalin, Pilocarpin, Quecksilber angeregt, durch Atropin unterdrückt. Nach Vergiftung mit dem letzteren Stoffe secernirt die Drüse auch auf Reizung der *chorda tympani* nicht mehr, doch kommt die Gefässerweiterung noch zu Stande.

Die secretorischen Nerven, sowohl die cerebralen als die sympathischen, haben im verlängerten Marke ihr nächstes Centrum, das, wie aus schon angeführten Thatsachen hervorgeht, in der Regel reflectorisch erregt wird. Doch kann es auch vom Grosshirn aus — durch lebhafte Vorstellung von Geschmäcken — und an Ort und Stelle durch Kohlensäure bei Erstickung erregt werden.

Weit weniger als die *gl. submaxillaris* ist die *gl. parotis* bekannt; nur so viel ist festgestellt, dass die Drüse unter dem Einflusse eines Glossopharyngeusastes, des *petrosus superficialis minor*, steht. Der Verlauf dieser Faser wäre also: *glossopharyngeus*, *nervus Jacobsonii*, *nervus petrosus superficialis minor*, *ganglion oticum*, *nervus auriculo-temporalis.* Ein Einfluss des Sympathicus ist noch nicht experimentell erwiesen. Auch die Parotis kann im erregten Zustande erstaunliche Mengen Secret in kurzer Zeit liefern. Beim Schaf hat man z. B. beobachtet, dass die noch nicht 9^{gr} schwere Drüse in je fünf Minuten lieferte 0,4; 0,6; $0,5^{kcm}$ Secret, während eine $29,75^{gr}$

wiegende Niere desselben Thieres auch nur 0,5 kcm in je fünf Minuten absonderte.

Von den Eigenthümlichkeiten der *gl. sublingualis* ist gar nichts experimentell ermittelt, doch werden wahrscheinlich ähnliche Gesetze wie für die anderen Speicheldrüsen auch für sie gelten.

Das Secret aller Speicheldrüsen ist eine an festen Bestandtheilen sehr arme, meist wasserhelle, schwach alkalisch reagirende Flüssigkeit; am dünnsten ist das Secret der Parotis, welches wohl meist über 99 % Wasser enthält. Der feste Rückstand des Parotidenspeichels besteht zum grössten Theil aus feuerfesten Salzen, und zwar sind es vorzugsweise Chloralkalien und kohlensaurer Kalk und Spuren von Rhodankalium. Der Kalkgehalt, der zuweilen die Bildung eines sichtbaren Krystallhäutchens an der freien Oberfläche von Parotidenspeichel veranlasst, ist verhältnissmässig so auffallend gross, dass man nach einer teleologischen Bedeutung desselben gesucht und dieselbe darin zu finden geglaubt hat, dass dadurch Kalksalze ersetzt werden sollten, welche durch Säuren aus den Zähnen etwa extrahirt wären. Die kleinen Mengen organischer Stoffe sind nicht genau gekannt, es findet sich darunter höchst wahrscheinlich ein Ferment, „Ptyalin“ genannt, dessen Wirksamkeit in der Verdauungslehre zu erörtern ist. Das Parotissecret enthält auch auspumpbare Gase und zwar Sauerstoff gegen 1, Stickstoff etwa 2, Kohlensäure etwa 4 Volumprocente. Stärkere Säuren treiben dann noch 40—60 Volumprocent Kohlensäure aus.

Nicht viel reicher an festen Stoffen ist der durch Erregung der *chorda tympani* abgesonderte Submaxillarisspeichel; auch er enthält meist kaum 1 % festen Rückstand, der ebenfalls zum grössten Theil aus Salzen besteht. Unter den organischen Bestandtheilen sind Spuren eiweissartiger Körper und Schleimstoff, daher dieser Speichel eine mässig fadenziehende Beschaffenheit besitzt. Ein Ferment enthält dieser Speichel — wenigstens beim Hunde und Kaninchen — nicht. Den Submaxillarisspeichel des Menschen wollen einige Forscher fermenthaltig gefunden haben. Der unter dem Einflusse des Sympathicus abgesonderte Submaxillarisspeichel ist etwas concentrirter, enthält bis zu 3 % fester Stoffe und ist stets durch die Anwesenheit von aufgeschwemmten Formbestandtheilen, den sogenannten Speichelkörperchen, etwas getrübt. Dies sind kleine, nur mikroskopisch sichtbare Gallertklümpchen. An Gasen enthält der Submaxillarisspeichel etwa dieselben Mengen wie der Parotisspeichel, nur wird der Gehalt an auspumpbarer Kohlensäure grösser (bis zu 22 Volumprocent) angegeben, was aber wohl darauf zurückzuführen ist, dass bei der betreffenden Untersuchung die Auspumpung vollständiger durchgeführt ist.

Der Sublingualisspeichel ist nicht für sich gesondert untersucht. Bei der ausserordentlichen Veränderlichkeit der Absonderungsgeschwindigkeit unter dem Einflusse des Nervensystems haben Angaben über die durchschnittliche Menge des Speichels in 24^{h} keine Bedeutung. Jedesfalls kann diese Menge unter Umständen sehr gross sein und wohl über 1 ^{kgr} betragen.

II. Magendrüsen.

Die Schleimhaut des Magens besitzt zweierlei Drüsen: die Schleimdrüsen und die Labdrüsen. Letztere finden sich vorzugsweise am Fundus und an der grossen Curvatur, erstere finden sich in der *regio pylorica*. Die Labdrüsen enthalten zwei sehr leicht unterscheidbare Zellenarten, nämlich erstens die sogenannten Hauptzellen, welche cylindrisch gestaltet sind und den inneren Raum des Drüsenschlauches ausfüllen, und zweitens die sogenannten Belegzellen, von mehr kugeliger Gestalt; sie stehen wandständig im Grunde des Drüsenschlauches und bilden keine zusammenhängende Schicht. Die Pylorusdrüsen enthalten nur Zellen einer Art, welche in ihrem Verhalten durchaus mit den Hauptzellen der Fundusdrüsen übereinstimmen. Jedes einzelne Drüschen ist ausserordentlich klein, aber bei der ungeheuren Anzahl (etwa 5 000,000) bilden sie zusammengenommen doch ein ansehnliches Secretionsorgan. Die Secretionsthätigkeit der Schleimdrüsen ist nicht genauer erforscht, sie scheint mehr oder weniger stetig zu sein und liefert einen spärlichen zähen, alkalisch reagirenden Schleim.

Die Labdrüsen stehen ganz entschieden unter der Herrschaft des Nervensystems. Sie secerniren nur auf Reizung, und zwar eine ganz dünne, klare, stark sauer reagirende Flüssigkeit. Kleine Mengen dieser Flüssigkeit liefert jede beliebige mechanische chemische oder elektrische Reizung der Schleimhautoberfläche. Eine nachhaltige massenhafte Secretion erfolgt aber merkwürdigerweise nur nach Einführung verdaulicher Stoffe in den Magen. Offenbar handelt es sich bei diesem Vorgang um reflectorische Uebertragung der Erregung sensibler Nervenenden auf die secretorischen Nerven. Auf welchen Bahnen diese Uebertragung geschieht, hat noch nicht ermittelt werden können. Jedesfalls spielen dabei die vom Cerebrospinalorgan zum Magen gehenden Nerven keine Rolle. Vielleicht sind die in der Magenwand selbst liegenden Ganglien die Centralstellen des Reflexes. Die Reizung der Schleimhaut vermehrt auch die Blutfülle der Gefässe derselben. Endlich ist auch eine Erhöhung der Temperatur an der Magenschleimhaut während der Secretion wahrgenommen. Es scheinen demnach

hier ähnliche Mechanismen vorhanden zu sein wie in den Speicheldrüsen.

Obwohl es bei der Kleinheit der einzelnen Labdrüse selbstverständlich unmöglich ist, ein Rohr in den Ausführungsgang einer solchen einzuführen, kann man doch das Secret derselben, von Hunden wenigstens, aus Magenfisteln ziemlich rein gewinnen. Wenn man nämlich das Thier einige Zeit hungern lässt, so dass der Magen leer ist, und nun die Schleimhaut in der einen oder anderen Weise reizt, so ist voraussichtlich die aus der Fistel fliessende Flüssigkeit annähernd reines Labdrüsensecret.

Der so gewonnene Magensaft ist eine klare, dünne, nicht fadenziehende Flüssigkeit von stark saurer Reaction. Diese verdankt er der Anwesenheit freier Salzsäure nach der Annahme der meisten Physiologen, welche sich gründet auf die genaue Bestimmung seines Chlorgehaltes einerseits und des Gehaltes seiner Asche an Alkalien andererseits. Da die freie Salzsäure sicher aus dem Chlornatrium des Blutes stammt, so entsteht die Frage, welche Kraft die energische Anziehung zwischen Chlor und Natrium überwindet. Höchst wahrscheinlich ist dies die Verwandtschaft einer organischen Säure — etwa der Milchsäure — zu den Alkalien, welche bei den Temperaturen des Thierkörpers nachweislich Salzsäure aus Chloriden zu befreien im Stande ist. Man hätte sich demnach vorzustellen, dass in den Zellen der Labdrüsen zunächst Milchsäure aus Kohlehydraten gebildet wird, etwa unter dem Einflusse eines Fermentes, und dass diese erst die Salzsäure aus Chlornatrium abspaltet. Das entstehende milchsaure Natrium — müsste man weiter annehmen — würde dann ins Blut zurückdiffundiren, während die Salzsäure mit dem übrigen Secrete in den Magenraum ergossen würde.

Neben der freien Säure sind im Magensafte noch die Salze des Blutes (in grösster Menge Kochsalz) und eine Reihe nicht näher bekannter organischer Körper vorhanden, — unter den letzteren zwei Fermente, Pepsin und Lab genannt, deren Wirksamkeit in der Verdauungslehre zu besprechen ist. Pepsin erzeugt sowohl die Schleimhaut des Pylorus als die des Fundus, freie Säure dagegen nur die letztere, wo sich die mit Belegzellen versehenen Drüsen finden. Man vermuthet daher, dass die Belegzellen zur Bildung der freien Säure erforderlich sind, dass dagegen das Pepsin ein Product der Hauptzellen ist.

Von der quantitativen Zusammensetzung des Magensaftes mag folgende Tabelle eine Vorstellung geben.

	Speichelfreier Magensaft des Hundes. Mittel aus 10 Analysen.	Magensaft des Schafes.	Nicht speichelfreier Magensaft des Menschen.
Wasser	973	986	964
Organische Stoffe	17	4	3
Freie Salzsäure .	3	1	0,2
Chloride . . .	5	7	2,8
Phosphate . . .	2	2	Spuren.

Das specifische Gewicht des Magensaftes beträgt 1,001 bis 1,010.

III. Pankreas.

Im Duodenum ergiesst sich in das Darmlumen das Secret zweier grossen Drüsen, der Leber und des Pankreas. Dies letztere wird wegen seiner äusserlichen Aehnlichkeit mit den Speicheldrüsen auch die „Bauchspeicheldrüse“ genannt. Auf den Mechanismus der Secretion scheint sich indessen die Analogie nicht zu erstrecken. Wenigstens hat man bis jetzt vergeblich nach Nerven gesucht, deren Reizung die Secretion des Pankreas beschleunigt. Der einzige nervöse Einfluss, welcher überall bis jetzt nachgewiesen ist, besteht darin, dass starke Erregung des centralen Stumpfes eines durchschnittenen *n. vagus* den Ausfluss des pankreatischen Saftes aus einer am Ausführungsgange angebrachten Fistel aufhören macht, namentlich dann regelmässig, wenn diese Reizung, wie das oft bei Hunden der Fall ist, Erbrechen zur Folge hat. Sonst sieht man aus einer Pankreasfistel das Secret ununterbrochen abfliessen. Die Geschwindigkeit dieses Abflusses nimmt in der zweiten Stunde nach reichlicher Nahrungsaufnahme bedeutend zu, dann ab, dann wieder etwas zu, um in der siebenten bis zehnten Stunde nach der Nahrungsaufnahme ein zweites kleineres Maximum zu erreichen. Durchschneidung aller Drüsennerven führt zu einer stetigen copiösen Secretion, welche durch Nahrungsaufnahme nicht mehr erhöht und durch Vagusreizung nicht mehr sistirt wird. In den Zeiten starker Secretion ist die Drüse auch stark von Blut durchströmt und sieht roth aus, in den Zeiten relativer Ruhe blassgelblich.

Aus der Pankreasfistel eines Hundes können im Laufe einer Stunde über 30 $_{cm}^3$ Flüssigkeit gewonnen werden zu den Zeiten stärkster Thätigkeit der Drüse. Zu den Zeiten schwächerer Thätigkeit liefert die Drüse nur etwa 3 $_{cm}^3$ Secret in einer Stunde.

An unorganischen Salzen scheint der pankreatische Saft stets ziemlich gleichviel zu enthalten, nämlich nahezu 1 $^0/_0$. Dagegen variirt der Gehalt an organischen Stoffen beträchtlich; er ist im rasch abgesonderten Safte gering, etwa 1 $^0/_0$, im langsam abgesonderten kann er auf etwa 4 $^0/_0$ steigen. Der Gehalt des pankreatischen Saftes

an festem Rückstand im Ganzen schwankt also etwa zwischen 2 und und 5 %. Der Rest ist selbstverständlich Wasser. Die organischen Stoffe des Pankreassecrets gehören vorwiegend der Gruppe der eiweissartigen Körper an. Der pankreatische Saft ist daher gerinnbar und fäulnissfähig. Er enthält ferner Fermente, deren Wirkungsweise später zu untersuchen sein wird. Unter den unorganischen Salzen ist das Kochsalz vorwiegend. Das Pankreassecret reagirt alkalisch.

Vorstehende Thatsachen sind sämmtlich am Hunde beobachtet, doch dürfte sich das Pankreas der anderen Säugethiere und des Menschen insbesondere schwerlich wesentlich anders verhalten.

IV. Leber.

Das massenhafteste drüsige Organ des ganzen Säugethierkörpers ist die Leber. Schon hiernach ist zu erwarten, dass dies Organ eine hervorragende Rolle im thierischen Haushalte spielt. Dazu kommen noch manche anderen augenfälligen Umstände, welche auf einen sehr lebhaften chemischen Process in der Leber schliessen lassen. Die Blutgefässcapillaren sind in der Leber so reichlich wie kaum in irgend einem andern Organ, wodurch der Blutstrom auf ein ungeheures Gesammtstrombett, gleichsam auf eine seeartige Ausbreitung erweitert ist, in welcher offenbar ein sehr langsames Fliessen statthat. Dabei bringen es die Structurverhältnisse mit sich, dass jede einzelne Leberzelle von Blutcapillaren umspült, sozusagen im Blutstrom gebadet ist. Wenn dabei auch die Drüsenzelle vom Blute durch die Capillarwand getrennt ist, so sind doch diese Wände so überaus zart, dass ein ergiebiger Stoffaustausch zwischen den Zellen und dem Blute nicht fehlen kann.

Für die Bedeutung der Leber giebt noch der Umstand einen Wink, dass diesem Organe abweichend von allen anderen Organen ein mächtiger Strom venöses Blutes zugeführt wird. In der That ist die Pfortader, welche der Leber — abgesehen von der verhältnissmässig kleinen Leberarterie — das Blut zuführt, nichts anderes als die gemeinsame Vene des ganzen Darmtractus und seiner Anhangsdrüsen. Das Blut der Pfortader wird also voraussichtlich während der Verdauungsperiode stark beladen sein mit Stoffen, welche es aus den eingeführten Nahrungsmitteln aufgesogen hat. Dies legt die Annahme nahe, dass die Leber unter anderen die Bestimmung hat, die Verdauungsproducte weiteren Umwandlungen zu unterziehen, bevor sie der arteriellen Blutmasse überliefert werden.

Diese Aufgabe der Leber, die Beschaffenheit des sie durchströmenden Blutes zu ändern, überragt vielleicht an Wichtigkeit ihre secretorische Thätigkeit. Ihr wenden wir unsere Aufmerksamkeit zu-

nächst zu. Man hat öfters versucht, die Unterschiede zwischen dem in die Leber einströmenden Pfortaderblute und dem aus ihr hervorgehenden Lebervenenblute ganz direct zu bestimmen. Sicher festgestellt ist ein Unterschied, nämlich, dass im Lebervenenblute verhältnissmässig mehr weisse Blutkörperchen angetroffen werden als im Pfortaderblute. Dies kann entweder auf Bildung von weissen Blutkörperchen oder auf Zerstörung von rothen in der Leber beruhen, oder auf beiden Ursachen zugleich. Die erstere dürfte kaum zu begründen sein, dagegen werden alsbald noch andere Thatsachen aufgeführt werden, welche den Untergang von rothen Blutkörperchen in der Leber in hohem Grade wahrscheinlich machen.

Ferner ist angegeben, das Lebervenenblut enthalte beträchtliche Mengen von Traubenzucker, während das Pfortaderblut diesen Stoff gar nie enthalte. Diese Angabe hat sich zwar später als nicht allgemein richtig herausgestellt, sie verdient aber doch Erwähnung, weil sie den Ausgangspunkt wichtiger Untersuchungen über eine zweifellos höchst wichtige Function der Leber bildet. In Wahrheit enthält das Lebervenenblut im ganz normalen Zustande nicht mehr Zucker als jene Spuren, welche sich in allem Blute vorfinden, und gerade in dem der Pfortader reichlicher zu Zeiten, wo die Resorption von Zucker aus dem Darmkanal im Gange ist. Dahingegen findet man in der todten Leber, namentlich wenn sie einige Zeit bei Temperaturen von 30^0 bis 40^0 gelegen hat, beträchtliche Mengen von Zucker. Dieser Zucker ist aber nachweislich erst nach dem Tode des Lebergewebes entstanden. Trägt man nämlich die aus dem eben getödteten Thiere herausgenommene Lebersubstanz in kochendes, etwas angesäuertes Wasser ein und verreibt sie damit, so findet man in der abfiltrirten Flüssigkeit gar keinen oder allerhöchstens kaum nachweisbare Spuren von Zucker. Dafür findet sich in diesem Filtrat meistens ein eigenthümlicher Körper, welcher ihm ein milchig getrübtes Aussehen giebt und welcher durch alle die Ursachen in Traubenzucker verwandelt wird, welche Stärkemehl in Traubenzucker verwandeln. Dieser merkwürdige, für den thierischen Haushalt ohne Zweifel höchst wichtige Körper wird daher „Glykogen“ genannt und ist der Gruppe der Kohlehydrate beizuzählen.

Der Gehalt der Lebersubstanz an Glykogen variirt zu verschiedenen Zeiten sehr bedeutend. Bei einem Thiere, welches längere Zeit gehungert hat, ist er gleich Null. Bei einem einige Stunden vorher reichlich gefütterten Thiere kann er bis zu 12$^0/_0$ betragen. Dieser Umstand lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass wir im Glykogen ein Umwandlungsproduct irgend eines Nahrungsstoffes vor uns haben, welcher, in das Blut des Darmes aufgenommen, durch

die Pfortader der Leber zugeführt wird. Lässt schon die chemische Aehnlichkeit vermuthen, dass das Glykogen aus dem Traubenzucker entsteht, so wird diese Vermuthung zur Gewissheit durch die Thatsache, dass die Leber besonders dann reich ist an Glykogen, wenn das Thier mit Nahrungsmitteln gefüttert ist, die viel Kohlehydrate enthalten, sei es Zucker selbst oder Stärkemehl, das im Darmkanal in Zucker verwandelt wird. Jedesfalls entsteht der weitaus grösste Theil des Glykogens aus Zucker.

Der zuletzt ausgesprochene Satz lässt sich auch noch durch eine andere Betrachtung wahrscheinlich machen, welche geeignet ist, die hohe Bedeutung des Glykogens im thierischen Haushalte ins rechte Licht zu setzen. Für die Pflanzenfresser und für diejenigen Menschen, welche vorzugsweise von vegetabilischen Nahrungsmitteln leben, sind bekanntlich die Kohlehydrate — insbesondere Amylum — die wenigstens quantitativ hauptsächlichen Nahrungsstoffe. Diese Körper können bekanntlich in die Säftemasse nur übergehen, nachdem sie zuvor durch Verdauungsfermente in Zucker verwandelt sind. Man weiss nun aber durch directe Versuche, dass Traubenzucker, sowie er in einigermassen erheblicher Menge im Blute vorhanden ist, sofort in den Harn übergeht. Gelangte der in den Darmkanal als solcher aufgenommene oder daselbst gebildete Traubenzucker unverändert in das arterielle Blut, so wären demnach nur zwei Fälle möglich. Entweder er würde ebenso schnell als er resorbirt wird, wieder im Harn ausgeschieden, ohne durch seine Verbrennung zur Erzeugung von Kraft und Wärme zu dienen — dies findet factisch nicht statt, da der normale Harn selbst nach reichlicher Aufnahme von Zucker oder Amylum höchstens Spuren von Zucker enthält — oder der Zucker müsste ebenso rasch, als er resorbirt wird, auch zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Aber auch diese Annahme ist nicht möglich, wenn man Folgendes bedenkt. Nach einer an Zucker und Stärkemehl reichen Mahlzeit können ganz sicher im Laufe weniger Stunden im Darmkanal eines Menschen weit über hundert Gramme Zucker resorbirt werden. Sollten diese im Laufe derselben Stunden verbrennen, so würde dadurch eine kaum zu bewältigende Wärmemenge erzeugt werden, und es wäre kein Brennmaterial mehr vorräthig für die übrigen Stunden des Tages, an welchen vielleicht keine Nahrungsaufnahme mehr stattfindet. Es bleibt demnach kein anderer Ausweg offen als die Annahme: der resorbirte Zucker wird in der Leber, welche er mit dem Pfortaderblute zu passiren hat, zunächst in eine weniger leicht diffusible Form übergeführt, welche ihn vor dem sofortigen Ausscheiden durch die Nieren schützt. Diese Form ist offenbar das Glykogen. Die Leber bildet somit gleichsam das Magazin für einen wichtigen Nah-

rungsstoff, den sie bei plötzlicher massenhafter Zufuhr in sich aufspeichert, um ihn später je nach Bedürfniss in kleinen Portionen der Blutmasse zu überliefern.

Ausser aus Zucker kann aber Glykogen in der Leber auch aus anderen Nahrungsbestandtheilen gebildet werden. Es ist nämlich ganz unzweifelhaft festgestellt, dass auch bei Thieren, welche ausschliesslich mit Eiweiss gefüttert waren, Glykogen in der Leber zu finden ist, allerdings bei Weitem weniger als nach reichlicher Fütterung mit Kohlehydraten. Wahrscheinlich geben in solchen Fällen die sogenannten „Peptone", d. h. die Producte der Einwirkung der Verdauungsfermente auf die eiweissartigen Körper, das Material der Glykogenbereitung ab. Dafür spricht namentlich die Thatsache, dass auch nach Leimfütterung Glykogen in der Leber beobachtet ist, wenn man berücksichtigt, dass die Verdauungsfermente aus Eiweisskörpern und Leim ähnliche, vielleicht identische Peptone bilden. Ferner spricht für unsere Vermuthung der Umstand, dass gerade die als Peptone bezeichneten Umsetzungsproducte des Eiweisses und Leimes leicht diffusibel sind und wohl von den venösen Capillaren absorbirt und der Leber zugeführt werden können. Auch will man neuerdings beobachtet haben, dass sogar die aus dem Thierkörper herausgenommene Lebersubstanz im Stande sei, aus Peptonen Kohlehydrate zu bilden. Könnte die Leber aus unverändertem Eiweiss Glykogen bilden, so müsste sie diesen Stoff auch während des Hungers reichlich enthalten, da ihr unverändertes Eiweiss im Blutserum beständig zugeführt wird. Die Spaltung von Peptonen, wobei einerseits stickstofffreie Verbindungen, insbesondere das in der Leber aufzuspeichernde Glykogen, andererseits stickstoffhaltige Körper entstehen, ist höchst wahrscheinlich nicht ein blos gelegentlich stattfindender Process, sondern einer von den grossen Factoren des Stoffwechsels, welchem der weitaus grösste Theil des Nahrungseiweisses anheimfällt. Wir werden nämlich später sehen, dass der Stickstoffgehalt einer Mahlzeit schon einige Stunden nach ihrer Aufnahme fast vollständig durch die Nieren eliminirt ist, zu einer Zeit, wo ihre Verdauung vermuthlich noch nicht lange vollendet war. Dies deutet darauf, dass der bei Weitem grösste Theil des Nahrungseiweisses gar nicht als solches im thierischen Haushalte zur Verwendung kommt, dass vielmehr von ihm stickstofffreie Verbindungen abgespalten werden, welche als Brennmaterial im Muskel- und Nervensystem dienen, und dass der stickstoffhaltige Rest als relativ unnützer Auswurfsstoff rasch aus dem Körper entfernt wird. Diese Spaltung zu bewerkstelligen und das werthvolle Brennmaterial einstweilen zurückzuhalten, wäre dann eben eine der Hauptverrichtungen der Leber.

In welcher Form das in der Leber gebildete Glykogen später der Säftemasse wieder zugeführt wird, ist noch nicht ausgemacht. Möglicher Weise wird das Leberglykogen allmählich wieder in Zucker zurückverwandelt. Vielleicht wird es aber auch als solches oder in Form weiterer Umsetzungsproducte durch die Lebervene ausgeführt. In der einen oder andern Weise dient es höchst wahrscheinlich zuletzt in den Muskeln nach Bedürfniss als Brennmaterial. Hierfür spricht auch die bemerkenswerthe Beobachtung, dass durch angestrengte Muskelthätigkeit der Glykogengehalt der Leber rasch verschwindet.

Die Annahme, dass das Glykogen auch während des Lebens wieder allmählich in Zucker zurückverwandelt wird, liegt deswegen nahe, weil in der Leber sehr leicht ein Ferment entstehen kann, welches im Stande ist, Glykogen in Zucker zu verwandeln. Ganz sicher entsteht ein solches Ferment im todten Lebergewebe, denn wenn man eine Leber, die nach einer vorläufigen Probe an einem kleinen Stücke glykogenreich und zuckerfrei gefunden ist, nur wenige Stunden bei einer Temperatur von 30—40° sich selbst überlässt, so findet man mehr Zucker und weniger Glykogen in derselben.

Auch im lebenden Körper scheint unter besonderen Umständen das zuckerbildende Ferment in der Leber auftreten und energisch wirken zu können. Hierher gehört namentlich der unter dem Namen des Zuckerstiches oder Diabetesstiches bekannte merkwürdige Versuch. Sticht man nämlich einem Kaninchen durch das Hinterhauptbein ins Hirn so, dass der Boden des vierten Ventrikels etwas vor dem „Lebensknoten“ (siehe S. 316) verletzt wird, so erscheint in dem Harn des Kaninchens schon nach einer Stunde reichlicher Traubenzucker, auch wenn im Darmkanale und folglich im Pfortaderblute kein Zucker vorhanden ist. Der Zucker des Harnes muss also aus der Leber stammen und kann nicht wohl etwas Anderes sein als durch Fermentwirkung verzuckertes Glykogen. Dies Zuckerharnen dauert aber nur etwa 6 bis 7 Stunden. Selbstverständlich muss hier die Aenderung im Chemismus der Leber durch nervöse Einflüsse vom verletzten Hirn aus bedingt sein; wie dies zugeht, ist noch im Dunkeln, nur das scheint erwiesen, dass die Einwirkung nicht durch den *n. vagus* vermittelt ist.

Das Auftreten des Zuckers im Harn ist beim Menschen oft ein dauernder krankhafter Zustand, der unter dem Namen des *diabetes mellitus* in der Pathologie behandelt wird. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass das eigentliche Wesen dieser Krankheit ebenfalls in dem abnormen Auftreten des Zuckerfermentes in der Leber besteht. Vielleicht kommt es bei dieser Krankheit gar nicht zur vorläufigen Verwandlung des resorbirten Traubenzuckers in Gly-

kogen. Es ist übrigens durch Vergleichung des ausgeschiedenen Zuckers mit den aufgenommenen Kohlehydraten bei Diabetikern mit voller Sicherheit festgestellt, dass auch aus eiweissartigen Körpern Zucker entstehen kann. Diese Thatsache bestätigt den oben (S. 342) schon ausgesprochenen Satz, dass in der gesunden Leber auch aus eiweissartigen Körpern Kohlehydrate abgespalten werden können.

Man kann recht wohl annehmen, dass die Fermentwirkung, welche wir bei den angeführten abnormen Erscheinungen ungezügelt verlaufen sehen, im normalen Leben durch unbekannte Bedingungen gehemmt wird, so dass sie nur sehr allmählich geschehen kann und nur so viel Zucker in der Zeiteinheit von der Leber ins Blut liefert, als während derselben functionell verbrennt. Nothwendig ist aber diese Annahme keineswegs, denn es könnte vielleicht in der gesunden Leber das Ferment gar nicht zur Wirksamkeit kommen, sowie z. B. auch das Gerinnung bewirkende Ferment im lebenden Blute absolut nicht wirkt, während es doch sofort seine Wirksamkeit entfaltet, sowie das Blut die Ader verlassen hat.

Dass sonst noch Producte der Leberzellen in das Blut zurückkehren, ist zwar höchst wahrscheinlich, aber nicht mit Sicherheit bekannt. Dahingegen kennen wir eine Reihe merkwürdiger Producte derselben, welche als Bestandtheile des Lebersecretes, der Galle, die Leber verlassen, und welche durch ihre Natur noch einiges Licht mehr auf die chemischen Processe in der Leber werfen. In erster Linie gehört dahin der Stoff, dessen Anwesenheit in der Galle dem blossen Auge am meisten auffällt, indem er ihre Farbe bedingt. Die frische Galle der Fleischfresser und des Menschen zeigt eine orangegelbe Farbe, die man nach der Ausdrucksweise des gemeinen Lebens mit dem Worte „braun" bezeichnet, weil eben schon dünne Schichten sehr dunkel erscheinen. Die Galle verdankt diese Farbe einem in ihr gelösten Farbstoffe, dem sogenannten „Bilirubin". Das Bilirubin ist eine leicht rein darstellbare chemische Verbindung von der empirischen Formel $C_{16} H_{18} N_2 O_3$. In alten Blutextravasaten bildet sich oft nachweisslich durch Zersetzung des Hämoglobins ein rostfarbener Körper, „Hämatoidin" genannt, der in allen wesentlichen Eigenschaften mit dem Bilirubin übereinstimmt. Es kann daher an der Identität dieser beiden Körper kaum ein Zweifel sein. Wenn man diese Identität annimmt, so ist die Folgerung nicht von der Hand zu weisen, dass auch in der Leber das Bilirubin als Zersetzungsproduct des Hämoglobins entsteht, eine Folgerung, welche zusammentrifft mit der weiter oben ausgesprochenen Folgerung aus anderen Thatsachen, dass in der Leber rothe Blutkörperchen zu Grunde gehen.

Das Bilirubin geht durch Oxydation und Wasseraufnahme leicht in einige verwandten Farbstoffe über, unter denen ein grüner, „Biliverdin“ genannt, den normalen Farbstoff der Pflanzenfressergalle bildet.

Es wäre ausserordentlich interessant, die gesammte im Laufe des Tages ausgeschiedene Gallenfarbstoffmenge zu kennen, denn hieraus liesse sich auf den Umsatz und die durchschnittliche Lebensdauer der Blutkörperchen ein Schluss ziehen. Leider ist nun bei dem äusserst geringen Gehalte der Galle an Farbstoff seine quantitative Bestimmung sehr unsicher. Immerhin dürfte es lohnen, auf Grund der besten vorliegenden Bestimmungen eine Betrachtung in dem angedeuteten Sinne anzustellen. Ein 25 Kilo schwerer Hund lieferte in 24^{h} durchschnittlich 0,1085^{gr} Bilirubin. Ein 70 Kilo schwerer Mensch würde also 0,301^{gr} liefern, unter der Voraussetzung gleicher Secretionsverhältnisse. Diese Menge könnte nach der Beziehung der chemischen Zusammensetzung beider Stoffe entstehen aus etwa 0,31^{gr} Hämatin. Nach dem oben (S. 247) angegebenen Gehalte des Blutes an diesem Stoffe würden im gesammten zu 5 Kilo angeschlagenen Blute eines Menschen 369^{gr} Hämatin enthalten sein. Davon ist 0,31^{gr} in runder Zahl der 1200. Theil. Es würde also hiernach anzunehmen sein, dass täglich der 1200. Theil der gesammten rothen Blutkörperchen zu Grunde ginge und neu zu ersetzen wäre, und einem rothen Blutkörperchen wäre demnach eine mittlere Lebensdauer von 1200 Tagen zuzuschreiben. Wenn nun auch diese Rechnung sehr unsicher ist, so geht doch das daraus unzweifelhaft hervor, dass der Bedarf an Ersatzstoffen für die verbrauchten Blutkörperchen, insbesondere der Bedarf an Eisen für diesen Zweck ein ausserordentlich geringer ist.

Fernere Bestandtheile der Galle, unzweifelhaft in der Leber selbst entstanden, sind die Gallensäuren. In der Galle der meisten Säugethiere und des Menschen kommen zwei Gallensäuren an Natron gebunden vor: die „Taurocholsäure“ und die „Glykocholsäure“ Beide Gallensäuren sind sogenannte gepaarte Säuren. Unter einer solchen versteht man bekanntlich eine Verbindung mit den Charakteren eines Säurehydrates, deren Molekül mit einem Wassermolekül eine Umsetzung erleiden kann, aus welcher zwei Moleküle hervorgehen, deren jedes wieder die Eigenschaften eines Säurehydrates hat. Die Taurocholsäure zerfällt bei dieser Reaction in Cholalsäure und Taurin, der letztere Körper ist nach der systematischen chemischen Nomenclatur zu bezeichnen als „Amidoäthylsulfonsäure“. Die Glykocholsäure kann ebenso zerfallen in Cholalsäure und Glycin oder Glykocoll — Amidoessigsäure. Das Radical der Cholalsäure

— eine complicirte Atomgruppe von noch nicht erkannter Structur — kommt also in beiden Gallensäuren vor. Die Cholalsäure besteht blos aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Ihre Zusammensetzung drückt sich aus in der empirischen Formel C_{24} H_{40} O_5. Die oben genannten Paarlinge, mit welchen das Radical der Cholalsäure in den Gallensäuren verbunden ist, enthalten, wie schon ihre systematischen Namen sehen lassen, neben Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff auch Stickstoff, das Taurin, überdies noch Schwefel.

Für die Erkenntniss des Chemismus der Leberzellen würde es sehr wichtig sein, zu wissen, ob die Taurocholsäure und die Glykocholsäure als solche entstehen, oder ob die Cholalsäure einerseits für sich entsteht und andererseits das Taurin und Glycin. Die Paarung dieser Körper mit Cholalsäure unter Wasseraustritt wäre dann ein zweiter Act im Processe der Gallensäurenbildung. Dass solche Paarungen im Organismus und wahrscheinlich gerade in der Leber vorkommen, beweist die Entstehung der Hippursäure im thierischen Organismus. Diese Säure nämlich, die wir in einem andern Abschnitte als einen oft vorkommenden Harnbestandtheil kennen lernen werden, ist ebenfalls eine gepaarte Säure, welche sich unter Wasseraufnahme in Glycin und Benzoësäure spalten kann. Dass diese Säure wirklich durch Paarung ihrer beiden Bestandtheile im Thierkörper entsteht, beweist die oft beobachtete Thatsache, dass nach Einverleibung von Benzoësäure alsbald eine entsprechende Menge von Hippursäure im Harn erscheint. Auch die Bildung des Glykogens aus Traubenzucker ist ein analoger Process, sofern dabei zwei oder vielleicht noch mehr Moleküle unter Wasseraustritt verknüpft werden.

Wenn man sich vorstellt, die Gallensäuren entständen als solche, so kann man sie wegen ihres Stickstoffgehaltes nur als Spaltungsproducte eiweissartiger Körper ansehen. Wenn man ihre Bestandtheile einzeln entstehend denkt, so muss das stickstoffhaltige Glycin und Taurin von eiweissartigen Körpern abgeleitet werden. Jedesfalls muss man also annehmen, dass in der Leber beträchtliche Mengen von eiweissartigen Verbindungen zersetzt werden. Wir haben schon weiter oben (siehe S. 342) die Vermuthung zu begründen gesucht, dass dies wesentlich die aus der Umwandlung eiweissartiger Nahrungsbestandtheile entstehenden sogenannten „Peptone“ sind. Diese Annahme ist noch besonders ansprechend dadurch, dass sie die beiden Hauptfunctionen der Leber, die Glykogenbildung und die Gallenbereitung, in Zusammenhang bringt. Wir sahen ja, dass Glykogen aus Pepton in der Leber gebildet wird, dabei müssen aber stickstoffhaltige Körper abgespalten werden. Unter diesen sind nun vielleicht eben die beiden Gallensäuren, resp. ihre stickstoffhaltigen

Paarlinge. Eine Stütze findet diese Annahme in der schon oft bei Thieren mit Gallenfisteln gemachten Beobachtung, dass reichliche Zufuhr von Eiweissnahrung die Bildung von Gallensäuren steigert. Doch sinkt dieselbe bei gänzlicher Entziehung von Eiweissnahrung nicht auf Null. Das Material zur Bildung von Gallensäuren liefert also wohl zum Theil auch die Zerstörung von Blutkörperchen, die ihren Gang fortgehen dürfte, mögen Peptone vom Darmkanale zugeführt werden oder nicht.

Neben den Farbstoffen und eigenthümlichen Säuren enthält die Galle in kleinen Mengen Fette und einen den Fetten im physikalischen Verhalten sehr ähnlichen Körper, der aber seiner chemischen Constitution nach nicht zu den Fetten gezählt werden kann, das sogenannte „*Cholesterin*“.

Endlich findet sich in der Galle, welche längere Zeit in der Gallenblase verweilt hat, noch ein organischer Körper, das Mucin, ziemlich reichlich, welches uns schon als Bestandtheil einiger anderen Drüsensecrete begegnet ist. Offenbar stammt es nicht aus den eigentlich Galle bereitenden Elementen der Leber, sondern aus kleinen Anhangsdrüschen des Gallenganges und der Gallenblase, welche in ihrem traubigen Bau mit den Schleimdrüschen der Mundschleimhaut und anderer Theile der Schleimhaut des Verdauungskanales übereinstimmen.

Ausser den genannten *organischen* Verbindungen enthält die Galle die Salze des Blutes. Unter ihnen herrscht das Chlornatrium nicht in dem Maasse über die andern, namentlich die phosphorsauren Salze vor, wie das in vielen anderen Secreten der Fall ist. Im Ganzen sind unter den anorganischen Bestandtheilen der Galle die Alkalien im Uebergewicht über die Säuren, daher die Galle alkalisch reagirt.

Um eine Vorstellung von der quantitativen Zusammensetzung der Galle aus den aufgezählten Bestandtheilen zu geben, sind in nachstehender Tabelle drei Analysen der aus der Gallenblase ganz frischer Menschenleichen gewonnenen Flüssigkeit zusammengestellt, die von zwei verschiedenen Forschern ausgeführt sind.

<table>
<tr><td>Wasser</td><td>85,92</td><td>89,81</td><td>82,27</td></tr>
<tr><td>Gallensaures Natron</td><td>9,14</td><td>5,65</td><td>10,79</td></tr>
<tr><td>Cholesterin</td><td>0,26</td><td rowspan="2">3,09</td><td rowspan="2">4,73</td></tr>
<tr><td>Fett</td><td>0,92</td></tr>
<tr><td>Schleim und Farbstoff</td><td>2,98</td><td>1,45</td><td>2,21</td></tr>
<tr><td>Chlornatrium</td><td>0,20</td><td rowspan="5">0,63</td><td rowspan="5">1,08</td></tr>
<tr><td>Phosphorsaures Natron</td><td>0,25</td></tr>
<tr><td>Phosphorsaure Erden</td><td>0,28</td></tr>
<tr><td>Schwefelsaurer Kalk</td><td>0,04</td></tr>
<tr><td>Eisenoxyd</td><td>Spur</td></tr>
</table>

Aus Fisteln des Ausführungsganges gewonnene Galle zeigt regelmässig einen geringeren Gehalt an festen Stoffen als die aus der Gallenblase genommene Flüssigkeit. Die nächstliegende Erklärung dieser Thatsache wäre die, dass die Galle bei ihrem Verweilen in der Blase durch Resorption von Wasser eine Eindickung erfährt.

An Fisteln des Gallenganges bei Hunden hat man sich überzeugt, dass die Absonderung ununterbrochen stattfindet; ihre Geschwindigkeit erleidet aber beträchtliche Schwankungen, und zwar einige Stunden nach reichlicher Nahrungszufuhr eine bedeutende Steigerung. Dies hängt ohne Zweifel damit zusammen, dass während der Verdauungszeit die Blutgefässe des Darmkanales der Leber überhaupt mehr Blut zuführen, und dass noch dazu dies Blut wohl stark beladen ist mit den Stoffen, welche zur Verarbeitung in der Leber bestimmt sind. Nervöse Einflüsse, analog denen auf Speichel und Magensaftabsonderung, sind nicht beobachtet und finden sehr wahrscheinlich nicht statt.

Die in den Zwischenzeiten zwischen den Verdauungsperioden langsam abgesonderte Galle fliesst nicht stetig in den Darmkanal ab, sondern wird in dem als Gallenblase bekannten, an den Ausführungsgang seitlich angehängten Behälter gesammelt, um zur Zeit der Dünndarmverdauung in diesen ergossen zu werden.

Die Leber vermag nicht wie die Speicheldrüse (siehe S. 333) ihr Secret mit grosser Gewalt hervorzutreiben. Lässt man dem Gallenstrom den Druck einer Wassersäule von nur 200^{mm} Höhe entgegenwirken, so steht er nicht nur still, sondern es strömt umgekehrt Wasser in die Leber ein, das ohne Zweifel in die Blutmasse des Thieres übergeht. Der Mechanismus der Gallensecretion zeigt sich auch hierdurch grundverschieden von dem der Speichelsecretion, den wir in augenfälliger Weise vom Nerveneinfluss abhängig fanden.

Bei der Gallenabsonderung, welche ziemlich unabhängig von willkürlichen oder reflectorischen Erregungen im Nervensystem stetig fortgeht, hat also auch die Frage Berechtigung, wie viel Galle durchschnittlich im Laufe eines Tages abgesondert wird. Dahin zielende Bestimmungen sind mehrfach an Hunden mit Gallenblasenfisteln gemacht worden, und man darf nach denselben annehmen, dass bei einem mit Fleisch ordentlich gefütterten Hunde für jedes Kilogramm Körpergewicht wohl etwa 20^{gr} Galle mit etwas unter 1^{gr} festem Rückstand abgesondert werden. Bei weniger reichlicher Nahrung wird weniger Galle abgesondert. Aehnliche Verhältnisse dürften wohl auch beim Menschen Geltung haben, so dass die im Laufe eines Tages abgesonderte Gallenmenge wohl mehr als 1 Kilo betragen kann.

V. Die Milz und die Blutgefässdrüsen.

An die Betrachtung der Leberthätigkeit kann füglich als Anhang die der Milzfunction angeschlossen werden, da sie zu jener in naher Beziehung steht. Diese findet darin ihren sichtbaren Ausdruck, dass die *vena lienalis* eine Hauptwurzel der Pfortader bildet. Wir dürfen also vermuthen, dass die Veränderungen, welche das Blut in der Milz erleidet, die Bestimmung haben, die Verrichtungen der Leber zu begünstigen. Dass in der Milz überhaupt das Blut verändert werde, ist schon aus dem Bau dieses Organes zu vermuthen. Der Blutstrom ist nämlich in demselben in noch höherem Maasse als in der Leber auf ein seeartig erweitertes Bett ausgebreitet, so dass er ungemein langsam fliessen muss. Eingelagert sind in die Blutbahnen der Milz Massen von Zellen, die — wie es scheint — in lebhafter Vegetation begriffen sind. Man kann also das physiologisch Wesentliche am Baue der Milz dahin zusammenfassen: In ihr sickert das Blut langsam zwischen lebhaft vegetirenden Zellen hindurch. Daher wird es Bestandtheile zu ihrer Vegetation hergeben und die Producte derselben, resp. die Trümmer zerfallener Zellen, in sich aufnehmen müssen. Auch ist denkbar, dass das Blut von den Zellenhaufen der Milzpulpa ganze Zellen wegspült, die durch neugebildete ersetzt werden.

Dass in der Milz das Blut wirklich bedeutende Veränderungen im Sinne der vorstehenden Betrachtungen erleidet, lehrt die Vergleichung des Milzarterien- und des Milzvenenblutes. Während das erstere, wie das arterielle Blut überall, auf mehr als 1000 rothe nur ein farbloses Blutkörperchen enthält, findet man im Milzvenenblute ein farbloses Körperchen auf etwa 100 farbige. Wahrscheinlich rührt diese Aenderung des Verhältnisses sowohl von Zerstörung farbiger Zellen in der Milz her, als auch von der Neubildung farbloser, die der Blutstrom mit fortnimmt. Besonders beweisend in dieser Richtung ist die unter dem Namen der „Leukämie“ bekannte Krankheit. Bei ihr herrschen die farblosen Körperchen im Blute dergestalt vor, dass es ein weissliches Aussehen annimmt, und die Milz ist enorm vergrössert, oder wenn das Letztere nicht der Fall ist, so zeigen sich die Lymphdrüsen, welche ja ebenfalls als Brutstätten farbloser Blutkörperchen anzusehen sind, geschwollen.

Die rothen Blutkörperchen des Milzvenenblutes zeigen häufig abweichende Formen, welche dahin gedeutet sind, dass man theils eben entstandene oder umgekehrt in der Zerstörung begriffene Gebilde vor sich hat. Endlich ist das Milzvenenblut wie der Milzsaft

reich an Bestandtheilen, welche, wie Leucin, Harnsäure etc., als Zersetzungsproducte eiweissartiger Körper angesehen werden müssen. Auch soll das Serum des Milzvenenblutes von gelöstem Hämoglobin stark röthlich gefärbt sein und Eisenverbindungen enthalten, was auf Zerstörung rother Blutkörperchen in diesem Organe deutet. Es liefert also der Leber einen Theil des Materiales zur Bildung des Bilirubins.

Das Balkengerüste des Milzgewebes hat glatte Muskelfasern, die sich periodisch etwa in 1 Minute einmal contrahiren sollen, so dass das Volum des Organes periodisch ab- und zunimmt.

Mit der Milz stellt die Anatomie unter dem Namen von „Drüsen ohne Ausführungsgang“ oder „Blutgefässdrüsen“ noch die *glandula thyreoidea* (Schilddrüse), die Thymus und die Nebennieren zusammen. Ueber die Function dieser letzteren Organe ist gar nichts bekannt. Von der Schilddrüse weiss man durch neuere Beobachtungen wenigstens soviel, dass sie eine wichtige Function ausübt. Bei Hunden ist diese sogar für das Leben unerlässliche Bedingung, denn ein Hund überlebt die vollständige Exstirpation beider Schilddrüsen nicht länger als 3 Wochen. Der Tod erfolgt nach vorausgegangenen klonischen Krämpfen und fibrillären Muskelzuckungen, Respirations- und Kreislaufstörungen mit allgemeiner Ermattung. Auch beim Menschen hat man nach totaler Schilddrüsenexstirpation wegen Kropfes schwere Störungen, namentlich allgemeine Cachexie und Blödsinn beobachtet. Es scheint, dass die Schilddrüse unbekannte Producte des Stoffwechsels zu zerstören bestimmt ist, welche angehäuft als Gifte wirken.

VI. Darmdrüsen.

Im ganzen Verlaufe des Darmes ist die Schleimhaut besetzt mit kleinen, etwa 0,5^{mm} langen und sehr dünnen schlauchförmigen Drüsen, den sogenannten Lieberkühn'schen Drüsen, welche zusammen ein ansehnliches Secretionsorgan bilden. Um das Secret desselben möglichst rein zu erhalten, muss man ein Dünndarmstück am einen Ende schliessen und das andere Ende desselben in die Bauchwunde einheilen, während es durch sein Mesenterialstück noch in normaler Verbindung mit dem Gefäss- und Nervensystem bleibt. Ausserdem muss die Continuität des Darmkanales durch Zusammenheilen der Enden, zwischen denen das Stück herausgeschnitten ist, wieder hergestellt werden. Wenn die Operationen vollständig gelungen sind, kann das

Thier Jahre lang am Leben bleiben, und man kann an dem blindsackartigen Darmstück von der Fistelöffnung aus die Thätigkeit der Schleimhaut untersuchen.

Man hat an solchen Darmfisteln beobachtet, dass die schlauchförmigen Drüsen von selbst nicht secerniren, sondern erst, wenn die Schleimhaut mechanisch, chemisch oder elektrisch gereizt wird. Besonders wirksam sind als chemische Reize verdünnte Säuren. Ein etwa 100 $_{cm}{}^2$ Oberfläche haltendes Darmstück eines Hundes lieferte so gereizt in einer Stunde 13—18 ^{gr} Saft. Hiernach wäre man berechtigt, anzunehmen, dass der ganze Dünndarm eines Hundes während einer Verdauungszeit von 5 Stunden etwa 360 ^{gr} Saft liefern könnte.

Der so gewonnene Darmsaft reagirt ziemlich stark alkalisch und enthält etwa 2,5 % festen Rückstand; davon ist beiläufig $^1/_3$ Eiweiss, $^1/_3$ andere organische Stoffe und $^1/_3$ feuerfeste Salze.

Im oberen Theil des Duodenum kommen neben den schlauchförmigen auch noch traubige acinöse Drüsen, die sogenannten Brunnerschen Drüsen, vor, deren Function jedoch unbekannt ist. Vermuthet wird, dass ihr Secret dem des Pancreas ähnlich wirkt.

Die ganze Schleimhautoberfläche des Darmkanales von der Cardia bis zur Afteröffnung bildet ein „Secretionsorgan" im weiteren Sinne des Wortes. Dieser Satz ist schon begründet durch die Betrachtung, welche wir an die Spitze der Lehre von den Secretionen gestellt haben (Seite 329). In jeder beliebigen Epithelzelle des Darmkanales kann unter Umständen ein ähnlicher Process stattfinden, wie wir ihn in den Zellen der Unterkieferspeicheldrüse beschrieben haben. Ein Theil der Zelle („Becherzelle") verwandelt sich in eine glasige Kugel und wird dann verflüssigt ins Darmlumen ausgestossen. Das auf diese Weise gebildete Secret enthält von organischen Stoffen wesentlich Mucin, es ist der eigentliche Darmschleim.

3. Capitel. Secretionen an die äussere Körperoberfläche.

I. Schweissdrüsen.

In den tieferen Schichten des Hautgewebes und stellenweise im Unterhautzellgewebe liegen überall zerstreut die knäuelförmigen „Schweissdrüsen". Ihr Durchmesser beträgt im Mittel 0,3 bis 0,4 ^{mm}, an einigen Stellen aber — namentlich in der Achselhöhle — steigt er bis auf mehrere Millimeter. Alle Drüsen zusammen, circa 2,000,000, bilden ein ansehnliches Volum, das ohne Zweifel dem Volum einer Niere mindestens gleichkommt und auf 80 $_{cm}{}^3$ geschätzt

wird. Das Secret der Schweissdrüsen wird in einem die Epidermis durchbohrenden Ausführungsgang an die Hautoberfläche geführt. Es scheint nicht immer dieselbe Flüssigkeit zu sein, welche von den Schweissdrüsen geliefert wird. Bald sieht man aus den Oeffnungen der Ausführungsgänge ganz deutlich jene wässerige Flüssigkeit in feinen Tröpfchen hervortreten, welche man auch im gemeinen Leben als Schweiss bezeichnet, bald kann man mit Bestimmtheit Fetttröpfchen an jenen Oeffnungen nachweisen, auch giebt es im äusseren Gehörgange Knäueldrüsen, die sogenannten Ohrenschmalzdrüsen, die sonst in ihrem Baue mit den Schweissdrüsen vollkommen übereinstimmen und die entschieden ein fettiges Secret liefern. Als wesentliches Hauptproduct der Schweissdrüsen muss indessen jene wässerige Flüssigkeit angesehen werden, deren Absonderung und Eigenschaften jetzt genauer zu untersuchen sind.

Die absondernde Thätigkeit der Schweissdrüsen ist keine ununterbrochene. Die normalen Bedingungen ihres Zustandekommens sind erhöhte Hauttemperatur und wässerige Beschaffenheit des Blutes. Sind diese in hohem Maasse erfüllt, durch reichliche Aufnahme von Getränken und Erwärmung der Haut auf irgend eine Art, dann kann die Secretion eine ausserordentlich profuse werden. So hat man in $1^1/_2$ Stunden über 2000_{cm}^3 Schweiss von einem Menschen erhalten.

Bisweilen kann die Thätigkeit der Schweissdrüsen auch ohne Verdünnung des Blutes und Temperatursteigerung angeregt werden. Namentlich sind es Störungen in der Function des Sympathicus, welche oft locale sogenannte „kalte“ Schweisse hervorrufen. Pferde schwitzen sofort einseitig an Hals und Kopf, sowie man ihnen den Sympathicus durchschneidet.

Diese meist längst bekannten und zum Theil am eigenen Körper leicht zu beobachtenden Thatsachen deuten darauf, dass die secernirenden Zellen der Schweissdrüsen in ähnlicher Weise direct unter dem Einflusse des Nervensystems stehen wie die der Speicheldrüsen. Es ist aber in neuester Zeit gelungen, dies ganz direct experimentell zu beweisen. Ein besonders günstiges Object für die entscheidenden Versuche sind die Pfoten junger Katzen. Man sieht an ihrer Plantarseite sofort Schweiss austreten, sowie der *n. ischiadicus* gereizt wird. Diese Absonderung auf Nervenreiz kann auch bei unterbundenen Arterien der Pfote eintreten, doch dauert sie dann nur kurze Zeit, offenbar weil die Drüsenzellen bald ersticken. Weitere Zergliederung der Erscheinungen hat ergeben, dass die secretorischen Nervenfasern, welche hier eine durchaus analoge Rolle spielen wie gewisse Fasern der *chorda tympani* bei der Secretion der Unterkieferspeicheldrüse, dem *n. ischiadicus* von Seiten des Bauchsympathicus beigemischt

werden. Ihre nächste Centralstelle haben sie im unteren Theile des Rückenmarkes, wo sie reflectorisch und automatisch erregt werden können. Unter den Reizen, welche an Ort und Stelle zu automatischer Erregung dieser Schweissabsonderungscentra Anlass geben können, stehen obenan hohe Temperatur und stark venöse Beschaffenheit des Blutes. Es ist kein Grund vorhanden, anzunehmen, dass sich diese Dinge beim Menschen wesentlich anders verhalten.

Dieselben Alkaloide, Pilocarpin etc., welche dem Blute beigemengt die Speichelsecretion anregen, regen auch die Schweisssecretion an und zwar durch Einwirkung sowohl auf die Nervencentra als auf die Drüsenapparate selbst. Atropin unterdrückt die Schweisssecretion. Muskelanstrengung regt die Schweissabsonderung an, vielleicht nicht blos mittelbar durch Erhöhung der Temperatur des ganzen Körpers, sondern auch durch Mitinnervation der Schweissnerven mit den Muskelnerven. Man hat nämlich bei manchen Menschen beobachtet, dass bei Anstrengung einzelner Muskelgruppen lokales Schwitzen der diese überziehenden Haut eintritt.

Die an der Hautoberfläche befindliche Feuchtigkeit röthet meist Lackmuspapier. Diese saure Reaction rührt indessen nur von zersetzten Fetten her, wofür auch der oft an schwitzenden Hautstellen zu beobachtende Geruch nach flüchtigen Fettsäuren spricht. Das reine Secret der Schweissdrüsen reagirt nachweislich schwach alkalisch.

Um den Schweiss zur Untersuchung seiner quantitativen Zusammensetzung zu gewinnen, kann man verschiedene Wege einschlagen. Man kann ihn mit sehr reinen gewogenen Schwämmen von der schwitzenden Haut abwischen und die Schwämme nachher auswaschen, so dass im Waschwasser die Bestandtheile des Schweisses gefunden werden. Man kann zweitens eine schwitzende Extremität in einen Kautschukbeutel einhüllen und den Schweiss in ein daran angehängtes Fläschchen laufen lassen. Endlich kann man einen ganzen schwitzenden Menschen in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume auf eine Metallrinne legen, von welcher der Schweiss alsdann in grosser Menge abläuft. Die Analyse einer auf diese Weise gewonnenen Schweissmenge ist als Beispiel in nachstehender Tabelle verzeichnet.

Wasser	995,573
Harnstoff	0,044
Fette	0,013
Andere organische Stoffe	1,884
Chlornatrium	2,230

Chlorkalium	0,244
Kalisulphat	0,011
Natron und Erdphosphate	Spur.

Hier zeigt sich der Schweiss als fast reines Wasser mit weniger als $^1/_2\,^0/_0$ festen Stoffen, von denen die Salze, namentlich Kochsalz mehr als die Hälfte betragen. In manchen anderen Angaben erscheint der Schweiss reicher an festen Stoffen (bis zu $2\,^0/_0$ enthaltend), doch beruhen diese auf Untersuchung kleinerer Mengen, wo jeder Fehler, namentlich die Verdunstung von Wasser während des Sammelns, von grösserem Einfluss ist. Die Verhältnisse der obigen Tabelle sind daher wahrscheinlich für reichlich abgesonderten Schweiss massgebend. Vom Standpunkte des Gesammthaushaltes des thierischen Körpers wäre somit die Schweissabsonderung wesentlich als ein Ausscheidungsweg von Wasser und allesfalls von Kochsalz anzusehen. Die übrigen Schweissbestandtheile, namentlich der Harnstoff, dessen Anwesenheit in kleinen Mengen ausser Zweifel ist, können als Posten in der Haushaltsbilanz kaum in Betracht kommen. Das Wasser des Schweisses ist übrigens keineswegs das einzige durch die Haut ausgeschiedene Wasser. Vielmehr geht, wenigstens bei warmer und trockener Luft, sicher auch noch Wasser durch Verdunstung von der Epidermis fort.

II. Hauttalgdrüsen.

Eine ähnliche Verbreitung wie die Schweissdrüsen haben die sogenannten Talgdrüsen, kleine birnförmige oder traubenförmige Gebilde, deren grösste Abmessung noch nicht 1^{mm} erreicht. Die überwiegende Mehrzahl derselben mündet in die Haarbälge aus. Sie fehlen an den unbehaarten Hautstellen, wie z. B. am rothen Lippensaume.

Ihr Hohlraum ist ausgekleidet mit Zellen, welche als modificirte Oberhautepithelzellen anzusehen und angefüllt sind mit einer krümlichen Masse, welche zahlreiche Fettpartikelchen zeigt. Der Mechanismus der Absonderung dieser Drüsen ist hiernach offenbar folgender: Im Grunde der Drüsenbläschen werden fortwährend neue Zellen erzeugt, und nach Massgabe dieser Neuerzeugung verfallen die älteren Zellen einem eigenthümlichen Processe, welcher zuerst bei pathologischen Vorgängen studirt worden ist, und den man als fettige Degeneration bezeichnet hat. Es treten nämlich im Protoplasma der Zelle zahlreiche kleine Fetttröpfchen auf, und zwar als Zersetzungsproducte von eiweissartigen Bestandtheilen. Während dessen schwindet der Kern, und die ganze Zelle zerfällt zuletzt in eine grossestheils aus Fett bestehende krümliche Masse. Bei den Talgdrüsen wird diese

Masse ganz allmälig durch die immer neu entstehende nachrückende aus dem Ausführungsgange hervorgepresst. Sie verbreitet sich an der Oberfläche des Haares, hält dasselbe geschmeidig und schützt es vor Durchfeuchtung.

Höchst wahrscheinlich geht die Hauttalgabsonderung während des ganzen Lebens ihren gleichmässigen, sehr langsamen Schritt, ohne dass jemals nervöse Einflüsse darauf ausgeübt werden. Durch die an den Haarbalg gehenden glatten Muskelfasern (*arrectores pili*) kann das Secret ausgepresst werden.

III. Milchdrüsen.

Der Hautfettabsonderung in einigen wesentlichen Punkten ganz analog geschieht die Milchabsonderung. Auch bei dieser haben wir es mit einer fettigen Degeneration von Drüsenzellen oder wenigstens der ins Lumen der Acini hineinragenden Theile der Drüsenzellen zu thun, deren Product als Secret zu Tage tritt. Während aber bei den Talgdrüsen die Trümmer der fettig entarteten Zellen das ganze Secret ausmachen, kommt bei der Milch eine grosse Menge von Flüssigkeit hinzu, in welcher die Zellentrümmer aufgeschwemmt erscheinen. Dieser Auffassung des Mechanismus entspricht das Ansehen der Milch mit blossem Auge sowohl, als unter dem Mikroskope. Sie ist nämlich — wie bekannt — eine wässerige Lösung von verschiedenen Stoffen, in welcher ausserordentlich feine Fettpartikelchen suspendirt sind — eine sogenannte „Emulsion". Dass diese Fetttröpfchen aus fettig degenerirten Zellen stammen, ist dadurch zu beweisen, dass man öfters in der Milch noch ganze, mit Fettkügelchen vollgepfropfte Zellenreste antrifft, die noch nicht zerfallen sind. Diese Gebilde kommen besonders zahlreich vor in dem sogenannten Colostrum, d. h. in der während der letzten Schwangerschaftstage abgesonderten Milch, man nennt sie daher Colostrumkugeln. Die Milchflüssigkeit, in welcher die Fettkügelchen schwimmen, ist übrigens nicht etwa ein blosses Bluttranssudat. Dagegen spricht ihre Zusammensetzung, namentlich ihr geringer Gehalt an Chlornatrium. Sie muss vielmehr auch durch besondere Eigenschaften der Zellen herangezogenes und verarbeitetes Material sein.

Wenn die vorstehende Auffassung vom Mechanismus der Milchsecretion richtig ist, dann muss das Milchfett nicht als solches in die Drüse gelangen, sondern es muss als Zersetzungsproduct eiweissartiger Stoffe entstanden sein. Es spricht hiefür schon der Umstand, dass bei den meisten Thieren, wo man exacte Beobachtungen hierüber angestellt hat, der Fettreichthum nicht gesteigert wird durch reichliche Fettzufuhr, wohl aber durch reichliche Eiweisszufuhr in der

Nahrung. Man hat aber auch ganz direct gezeigt, dass möglicher Weise mehr Fett in der Milch ausgeschieden wird, als in der Nahrung aufgenommen wurde. So z. B. wurde einmal eine säugende Hündin 22 Tage lang mit magerem Pferdefleisch gefüttert und darin waren allerhöchstens 350 gr Fett gewesen; in der Milch aber hatte die Hündin während dieser 22 Tage allermindestens 486 gr Fett ausgegeben. Es musste also sicher wenigstens ein grosser Theil des Milchfettes aus eiweissartigen Stoffen innerhalb des Körpers entstanden sein. Wenn aber dies einmal feststeht, so ist es am natürlichsten, anzunehmen, dass das Fett der Milch überhaupt erst in den Drüsenzellen selbst aus Eiweisskörpern entsteht. Das Milchfett unterscheidet sich von den sonst im Thierkörper vorkommenden Fetten dadurch, dass es neben den Triglyceriden der hochmolekularen Fettsäuren (Stearin-, Palmitin-, Oelsäure) auch noch einige Procente von den Triglyceriden flüchtiger Fettsäuren (Caprin-, Capron-, und Buttersäure) enthält.

Neben dem Fette enthält die Milch noch einen stickstofffreien Bestandtheil in Lösung, nämlich eine Zuckerart, die eben wegen ihres Vorkommens in der Milch als Milchzucker bezeichnet wird. Auch dieser Stoff ist sehr wahrscheinlich ein Zersetzungsproduct eiweissartiger Stoffe. Wenigstens steht so viel fest, dass die Zufuhr von Kohlehydraten durch die Nahrung auf den Zuckergehalt der Milch ohne allen Einfluss ist, dass nur reichliche Eiweissnahrung im Stande ist, den Zuckerreichthum der Milch, wie den Fettreichthum derselben zu erhöhen.

Ferner enthält die Milch eiweissartige Körper, und zwar zwei Modificationen, erstens nämlich gelöstes, durch Hitze gerinnbares gewöhnliches Eiweiss, das sich von Hühnereiweiss und dem Eiweiss des Blutserums nicht merklich unterscheidet. Daneben ist ein anderer Eiweisskörper in der Milch, den man als Caseïn bezeichnet hat und der mit den Alkalialbuminaten grosse Aehnlichkeit hat. Die genauere Untersuchung hat indessen ergeben, dass dieser Körper keineswegs ein reines Albuminat ist, denn er enthält Phosphor und gehört sehr wahrscheinlich zu den sogenannten Nucleoalbuminen. Das Caseïn ist bei der natürlichen alkalischen Reaction der Milch durch Kochen nicht gerinnbar. Es gerinnt auch bei neutraler und ganz schwach saurer Reaction noch nicht beim Erhitzen. Dagegen gerinnt es auch schon in der Kälte durch stärkeres Ansäuern. Auf diese Ursache bezieht man auch die bekannte spontane Gerinnung der Milch, indem unter dem Einflusse von Fermenten ein Theil des Milchzuckers in Milchsäure verwandelt wird. Man könnte aber darin wohl auch eine directe Wirkung des Fermentes auf das Caseïn sehen. Dass nämlich das Milchcaseïn durch Fermente zur Gerinnung ge-

bracht werden kann, ergiebt sich aus der bekannten Thatsache der Milchgerinnung durch Einwirkung des Labfermentes im Magensaft, die stattfinden kann, ohne dass hinlängliche Säuremengen zugegen sind, um das Caseïn chemisch niederzuschlagen.

Man findet in der Milch um so mehr durch Hitze gerinnbares Eiweiss, je frischer sie aus der Drüse kommt. Daraus ist zu schliessen, dass ein Theil des Caseïns erst nachträglich in der abgesonderten Milch durch Umänderung gewöhnliches Eiweisses entsteht. Von solchem finden sich übrigens in Milch, welche auch nur kurze Zeit ausserhalb der Drüsen verweilt hat, stets nur sehr geringe Mengen.

Ausser den genannten organischen Verbindungen sind in der Milch noch Salze enthalten. Von der quantitativen Zusammensetzung der Milch mag nachstehende Tabelle ein Beispiel geben. Neben eine Analyse der Menschenmilch ist noch eine Analyse der Kuhmilch gestellt. Die Vergleichung beider ist von praktischem Interesse für die künstliche Ernährung der Säuglinge.

	Menschenmilch	Kuhmilch
Wasser	87,09	87,41
Eiweissartige Körper . .	2,48	3,31
Fett	3,90	3,66
Milchzucker	6,04	4,92
Asche	0,49	0,70

Bemerkenswerth ist die Zusammensetzung der Milchasche. Als Beispiel mag folgende Analyse dienen:

Kali	32,96
Kalk	16,41
Chlor	19,17
Phosphorsäure .	20,61
Natron	8,80
Magnesia . . .	2,24
Eisenoxyd . . .	0,18
Schwefelsäure . .	Spur.

Es fällt vor Allem die ausserordentlich kleine Natronmenge auf. Bei allen eigentlichen Bluttranssudaten besteht wie beim Blutserum selbst mindestens die Hälfte der Salze aus Chlornatrium; auch enthalten sie überhaupt mehr Salze als die Milch. Es fällt ferner beim Anblicke des vorstehenden Täfelchens auf, dass die Milchasche verhältnissmässig ausserordentlich viel Kali und Kalk enthält. Gerade diese beiden Stoffe bedarf der Säugling offenbar in grosser Menge, das Kali zum Aufbau sämmtlicher Gewebe und den Kalk zum Aufbau

der Knochen insbesondere. Man sieht also, wie zweckmässig die Milchdrüsenzellen die unorganischen Bestandtheile des Blutes auswählen, welches dieselben in ganz anderen Mengenverhältnissen enthält.

Die Milchsecretion ist keine von den zum normalen Leben wesentlich gehörigen Functionen, denn erstens findet sie — abgesehen von einigen selten beobachteten Ausnahmefällen — nur beim weiblichen Geschlechte statt und dann auch hier nur zu gewissen Zeiten, nämlich nach einer Geburt, einige Monate lang. Ob die Milchsecretion unter nervösem Einflusse steht, ist noch nicht festgestellt. Manches spricht dafür, z. B., dass die häufige Entleerung der Drüse anregend auf die Secretion wirkt, doch hat man bei Ziegen nach Durchschneidung aller zur Milchdrüse gehenden Nerven die Secretion unverändert ihren Gang gehen sehen. Die im Laufe von 24^{h} ausgeschiedene Milch beider Brustdrüsen kann über 1300^{gr} betragen.

IV. Thränendrüsen.

Die Thränenabsonderung steht unter dem unmittelbaren Einflusse der Nerven, in ähnlicher Weise wie die Speichelabsonderung. Die Möglichkeit ist anatomisch ausser Zweifel, da bekanntlich ein verhältnissmässig ansehnlicher Zweig des I. Trigemini in die Drüse verfolgbar ist. Die Behauptung wird aber über allen Zweifel erhoben durch alltägliche Erfahrungen. Vor Allem weiss man, dass die Thränensecretion durch leidenschaftliche Seelenzustände so beschleunigt werden kann, dass das gebildete Secret nicht mehr durch den Resorptionsapparat nach der Nase abgeleitet werden kann, sondern über die Augenlidränder tropfenweise hervortritt. Auch auf reflectorischem Wege kann die Thränenabsonderung beschleunigt werden. Die Eingangsstellen für Reize, die auf die Thränendrüse reflectirt werden können, sind die Oberfläche der Hornhaut und Conjunctiva, die innere Nasenfläche und der Sehnerv.

Was die chemische Natur der Thränenflüssigkeit betrifft, so steht auch sie der des Speichels sehr nahe. Sie enthält etwa 0,8—0,9 % fester Bestandtheile in Wasser gelöst, etwas mehr als die Hälfte davon, nämlich 0,42—0,54 % des Ganzen, sind feuerbeständige Salze, vorzugsweise Chlornatrium und geringe Mengen phosphorsaurer Alkalien und Erden. Der verbrennliche Rest der festen Stoffe besteht aus einem nicht näher gekannten eiweissartigen Stoffe nebst Schleim und Spuren von Fett, die wohl von den Epithelien der Ausführungsgänge stammen.

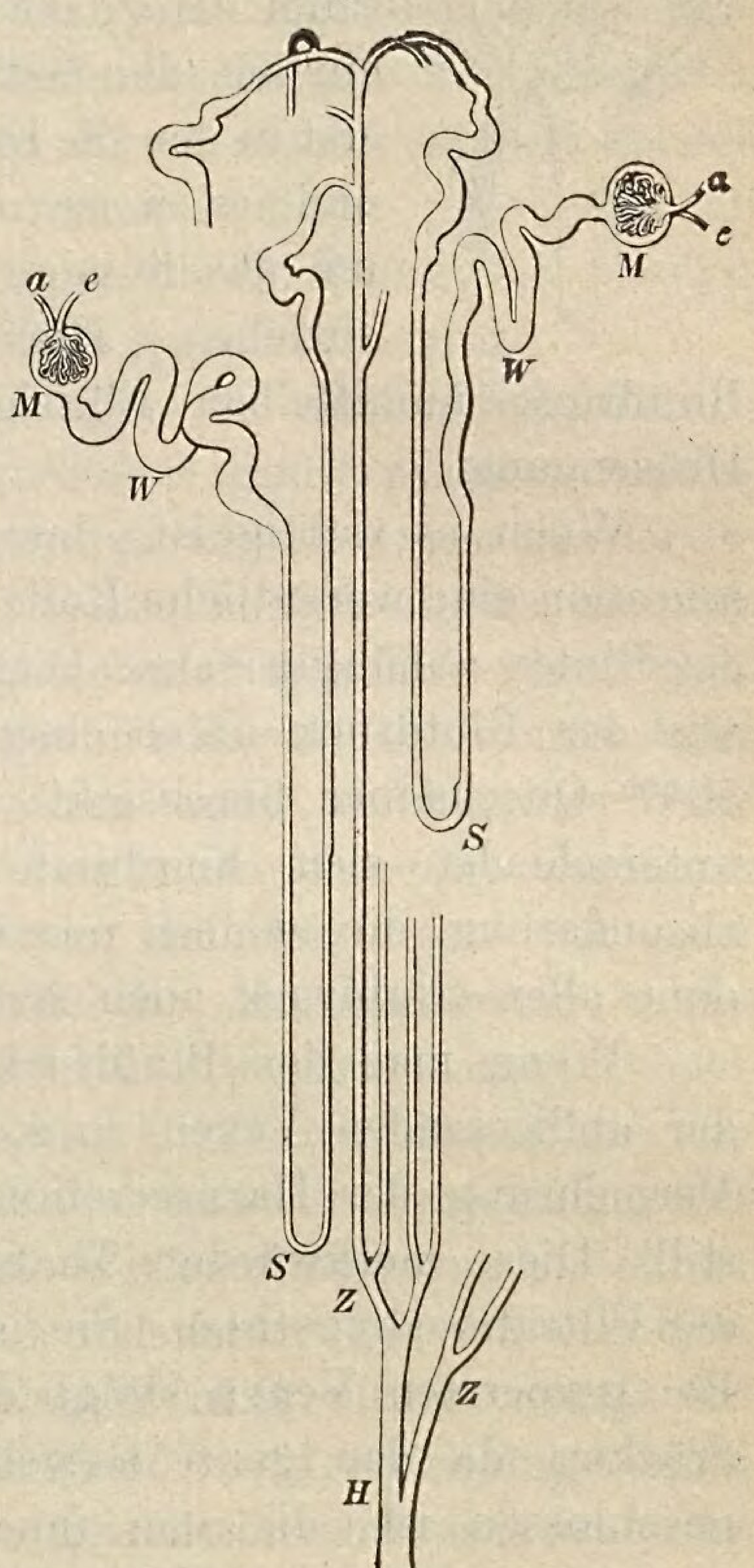
Die Ausführungsgänge der Thränendrüse münden bekanntlich in der Conjunctivafalte unter dem oberen Augenlide und ergiessen

das Secret an die äussere Fläche des Augapfels, wo es zur Feuchterhaltung desselben dient. Der nicht verdunstete Theil der Flüssigkeit wird durch einen eigenthümlichen, pumpenartig wirkenden Apparat nach der Nase befördert, dessen Mechanismus schon bei Beschreibung der Schutzorgane des Auges erörtert worden ist (siehe S. 236).

V. Niere.

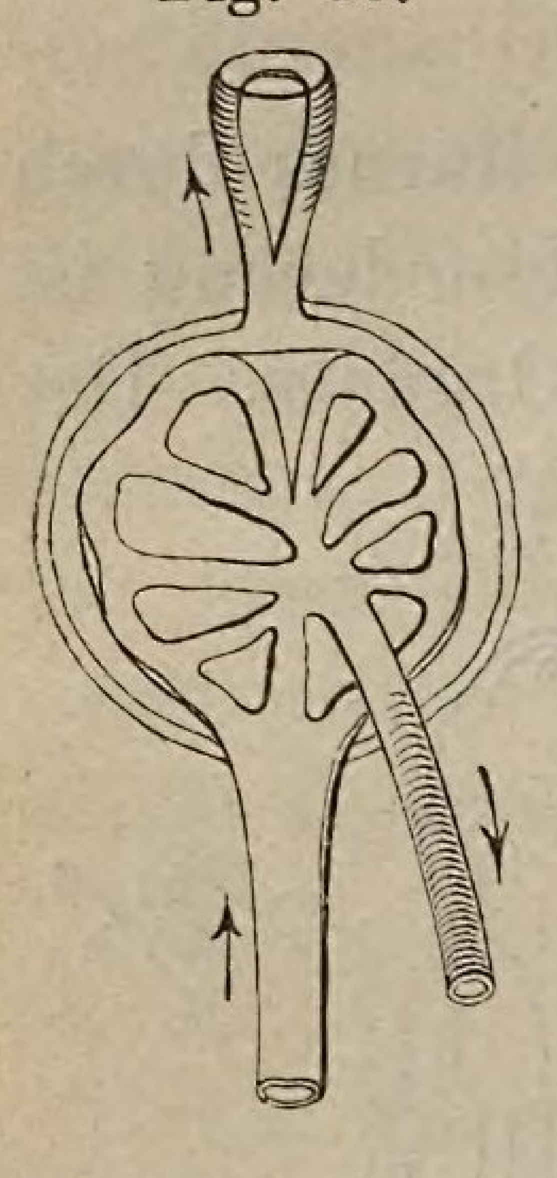
Die wichtigste excrementielle Secretion ist die des Harnes durch die Nieren. Der Mechanismus dieser merkwürdigen Absonderung ist zum Theil wenigstens verständlich aus dem Bau des Organes. Der Ausführungsgang der Drüse, der im sogenannten Nierenbecken sehr erweitert ist, verzweigt sich ins Innere zu feinen Kanälchen, den sogenannten Harnkanälchen (Fig. 47). Jedes derselben endigt nach mannigfachen weiteren Verzweigungen (*ZZ*), schlingenförmigen Umbiegungen (*SS*) und erweiterten Windungen (*WW*) im Rindentheil der Niere blind in einem kleinen Bläschen (*MM*). In jedes solche endständige Bläschen tritt ein feinstes Zweiglein der *arteria renalis*, ein sogenanntes *vas afferens* (*aa*). Die Verzweigungen desselben erfüllen in knäuelförmiger Verwickelung fast die ganze Kapsel und sammeln sich dann wieder zum ausführenden Gefässe, dem sogenannten *vas efferens* (*ee*). Man nennt diesen eigenthümlichen Gefässapparat den „Glomerulus". Von Bedeutung scheint noch die besondere Anordnung der Gefässe im Glomerulus; die Verzweigungen des *vas afferens* liegen nämlich unmittelbar an der Wand der Kapsel, während das *vas efferens* durch radialen Zusammenfluss aus der Mitte entspringt (siehe Fig. 48). Hierdurch wird es verhütet, dass die Anfüllung der Arterien nicht etwa die abführenden Gefässe gegen die Wand der Capsel comprimirt und so das Blut sich selbst den Weg sperrt. Die *vasa efferentia* verzweigen sich dann noch weiter und

Fig. 47.



bilden so erst das eigentliche Capillargefässnetz der Niere, welches die vorerwähnten Harnkanälchen umspinnt und aus welchem die Wurzeln der Nierenvene hervorgehen. Dies Capillarnetz der Niere hat indessen auch unmittelbare Zuflüsse (*arteriolae rectae*) aus den Verzweigungen der Nierenarterie, welche nicht vorher einen Glomerulus gebildet haben.

Fig. 48.



Im Glomerus haben wir offenbar einen eigentlichen Filtrirapparat vor uns, wie er in keiner andern Drüse gefunden wird. Hier nämlich ist jedes Flüssigkeitstheilchen, welches durch den Blutdruck aus den Gefässen ausgepresst wird, schon im Binnenraume des Drüsenganges, da eben das Gefäss in diesen Binnenraum eingestülpt ist. Bei allen anderen Drüsen ist ein aus den Gefässen ausfiltrirendes Theilchen zunächst erst in den die Drüsengänge umgebenden Gewebelücken, und es muss noch eine andere Kraft hinzukommen, um das flüssige Theilchen in den Drüsengang hereinzuziehen. Hier im Glomerulus der Niere treibt der Blutdruck unmittelbar Flüssigkeit aus dem Gefässinnern in den Drüsengang.

Wenn es richtig ist, dass die einfache Filtration bei der Harnsecretion eine wesentliche Rolle spielt, dann muss dieselbe vom Drucke des Blutes abhängig sein. Dies ist wirklich beobachtet worden. Sowie der Blutdruck unter einen gewissen Werth von beiläufig etwa 50^{mm} Quecksilber herabsinkt, steht die Harnabsonderung still. Sie unterscheidet sich hierdurch sehr auffallend von der Speichelabsonderung, die, wofern nur die Nerven im Erregungszustande sind, ohne allen Blutdruck noch stattfinden kann.

Wenn man den Blutdruck in den Nierengefässen durch Sperren der abfliessenden Venen zu steigern versucht, dann tritt nicht etwa Vermehrung der Harnsecretion ein, sondern dieselbe steht ebenfalls still. Diese merkwürdige Thatsache widerspricht indessen keineswegs der Filtrationshypothese. Sie ist höchst wahrscheinlich so zu erklären: Bei gesperrten Venen steigt der Druck in den Capillaren und diese drücken, da das ganze Gewebe in eine unnachgiebige Kapsel eingeschlossen ist, die von ihnen umsponnenen Harnkanälchen derart zusammen, dass das Filtrat von den Glomerulis nicht mehr durchdringen kann.

Die Filtration ist aber jedesfalls nicht das einzige bei der Harnsecretion wirksame Moment. Dies beweist schon die Beschaffenheit des Harnes: wäre derselbe reines Filtrat aus dem Blute, so könnte er keinen gelösten Bestandtheil in grösserem Procentsatze

enthalten als das Blut selbst, da eine Lösung durch Filtration nie concentrirter werden kann. Nun enthält aber der Harn viele Stoffe, namentlich den Harnstoff, in viel grösserer Menge als das Blut. Wir müssen demnach annehmen, dass das Filtrat aus den Gefässen der Glomeruli eine in mancher Beziehung ganz andere Flüssigkeit ist als der Harn. Dies Filtrat wird eben dem Bluttranssudat an anderen Stellen des Körpers wesentlich gleichen. Nur wird es wahrscheinlich gar kein Eiweiss enthalten. Die Gefässe der Glomeruli sind nämlich noch keine eigentlichen Capillaren, ihre Wände sind noch ziemlich dick und überdies muss das Transsudat die Epithelschicht durchsetzen, da ja der Glomerulus in die Kapsel nur eingestülpt ist. So starke Membranen lassen aber wahrscheinlich gar kein Eiweiss durchfiltriren. In der That ist ja auch im normalen Harn kein Eiweiss zu finden. Wenn nun wirklich das Filtrat der Glomeruli Blutserum minus Eiweiss darstellt, so ist es nicht viel Anderes als eine halbprocentige Kochsalzlösung, und aus dieser muss erst auf dem Wege durch die Harnkanälchen hindurch die Flüssigkeit werden, welche schliesslich als Harn in der Blase gesammelt wird.

Dass die Flüssigkeit auf dem Wege von den Malpighi'schen Kapseln bis zu dem Nierenbecken bedeutende Modificationen erleidet, hat gar nichts Auffallendes. Im Gegentheil deuten schon die histiologischen Verhältnisse darauf hin. In der That können die oben (siehe Fig. 47) angedeuteten complicirten Veranstaltungen nicht zwecklos sein. Die Flüssigkeit geht aus der Kapsel auf einem durch vielfache Windungen und Schlingenbildung eigens verlängerten Wege weiter. Sie kommt dabei mit dem Blute der umspinnenden Capillaren in ausgiebige Wechselwirkung. Dieser Umstand kann vor allen Dingen dahin wirken, dass der Inhalt der Harnkanälchen wieder Wasser an das Blut zurückgiebt. Es ist keineswegs einander widersprechend, dass Wasser, welches an einer Stelle aus dem Blute ausgeschieden wurde, gleich nachher von der weiteren Fortsetzung desselben Blutgefässes wieder aufgesaugt wird. Ausgeschieden ist das Wasser aus dem Glomerulus, wo noch der fast volle arterielle Blutdruck als nach aussen gerichtete treibende Kraft wirkte, wieder aufgenommen wird es in die Venenwürzelchen, wo der Druck gering ist und daher von aussen nach innen gerichtete endosmotische Anziehungen die Oberhand gewinnen können.

Der Harn kommt in den Kanälchen ferner in die innigste Berührung mit den Epithelzellen, welche die Lichtung der Kanälchen fast vollständig ausfüllen, so dass die Flüssigkeit nur eben zwischen ihnen durchsickern kann. Diesen Zellen dürfen wir offenbar specifische Verrichtungen zuschreiben, ähnlich wie den Zellen in anderen

Drüsenschläuchen. So angesehen würde sich uns die Niere darstellen als die Combination von einem Filtrirapparate (Kapseln mit ihren Glomerulis), welcher den Regulator für den Wassergehalt des Blutes bildet und einer besondere Stoffe bereitenden oder anziehenden eigentlichen Drüse (gewundene Harnkanälchen mit ihren specifischen Zellen). Es kann uns daher auch nicht mehr wundern, wenn wir im schliesslichen Producte der Niere eine Anzahl von specifischen Bestandtheilen in grosser Menge finden, welche im Blute entweder gar nicht oder nur spurenweise vorhanden sind.

Die vorstehend entwickelte Anschauung von der Harnabsonderung kann zur vollen Evidenz gebracht werden durch Injection von Indigofarbstoff ins Blut. Zu diesem Farbstoff verhalten sich nämlich die secretorischen Zellen der Harnkanälchen genau so wie die der specifischen normalen Harnbestandtheile, d. h. sie ziehen ihn begierig an und geben ihn dann ins Lumen der Harnkanälchen ab. Bringt man nun bei Kaninchen den Blutdruck durch Rückenmarkdurchschneidung unter die zur Wasserfiltration in den Glomerulis erforderliche Höhe und spritzt ihm Indigofarbstoff ein, so bietet die nach etwa einer Stunde herausgenommene Niere ein sehr lehrreiches Bild dar. Die mit eigentlichen Secretionszellen besetzten Theile der Harnkanälchen sind mit Farbstoff vollgestopft, während die grossen Sammelröhren (geraden Harnkanälchen) davon frei sind. Da die ersteren Theile der Kanälchen in der Rinde, letztere im Marke der Niere liegen, so ist die Thatsache schon dem blossen Auge auf einem Schnitte der Niere sichtbar, indem die Rinde stark blau, das Mark ungefärbt erscheint. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigen sich auch die Glomeruli und Kapseln frei von Farbstoff. Dieser Befund beweist aber, dass die secretorischen Zellen auch bei dem niedrigen Blutdrucke ihre Thätigkeit nicht eingestellt haben. Sie haben Farbstoff secernirt, derselbe ist aber in den gewundenen Theilen der Harnkanälchen liegen geblieben, da er nicht durch einen Filtrationswasserstrom weiter gespült werden konnte — die geraden Harnkanälchen sind ungefärbt geblieben.

Ganz anders sieht die Niere aus, wenn man dem Thiere bei normaler Höhe des Blutdruckes Indigo in das Gefässsystem bringt. Alsdann zeigt sich eine besonders starke Färbung des Markes und eine blässere der Rinde. Hier haben offenbar auch wieder die Zellen der gewundenen Kanälchen den Farbstoff secernirt, er ist aber durch den von den Knäueln gelieferten Wasserstrom, der jetzt im Gange ist, nach den Sammelröhren weiter gespült und fällt hier mehr ins Auge, weil er daselbst auf ein engeres Bett zusammengedrängt ist. Knäuel und Capseln sind auch jetzt von Farbstoff frei, der die Wände und

das Epithel derselben wahrscheinlich eben so wenig als das Eiweiss zu durchsetzen vermag.

Sehr merkwürdig ist die zweifellose Thatsache, dass bei Blutdruckwerthen, die unter sonst normalen Bedingungen nicht genügen, die Harnsecretion im Gange zu halten, eine solche stattfindet, wenn das Blut etwa durch künstliche Injection sehr stark mit Harnstoff beladen ist. Man wird sich nicht leicht zu der Annahme entschliessen können, dass die Anwesenheit grösserer Harnstoffmengen die mechanischen Filtrationsbedingungen wesentlich günstiger gestalten. Um ihr zu entgehen, ist die Vermuthung aufgestellt, dass bei dieser anormalen Harnsecretion auch das Wasser nicht durch Filtration in den Knäueln, sondern durch Anziehung der secretorischen Zellen in den gewundenen Harnkanälchen geliefert wird. Es ist ja ohnehin kaum anzunehmen, dass diese Zellen den Harnstoff ohne alles Wasser anziehen sollten.

Die beiden in ihrem Wesen und in ihrem Zwecke durchaus verschiedenen Apparate der Niere, das Wasserfilter und der eigentliche Secretionsapparat brauchen keineswegs immer in gleichen Gange thätig zu sein, sondern je nach Bedürfniss kann bald das Filter viel Wasser liefern und der Secretionsapparat weniger specifische Harnbestandtheile ausscheiden, bald umgekehrt. Dafür ist eben gesorgt durch jene oben erwähnte merkwürdige Gefässordnung. In der That, man stelle sich vor, durch besondere Reizbarkeitsverhältnisse der Gefässwände oder ihrer Nerven bringe wasserreiches Blut die *arteriolae rectae*, welche an den Glomeruli vorüber ins Capillarnetz gehen, zur Zusammenziehung, dann wird bei dieser Blutbeschaffenheit der Druck in den Glomeruli steigen und die Filtration des Wassers vermehrt, wie es dem Zwecke entspricht; und umgekehrt bringe ein an Harnbestandtheilen reiches Blut die *vasa afferentia* der Glomeruli zur Zusammenziehung, dann wird in diesem Falle der Blutstrom mehr nach dem Secretionsapparate gedrängt.

In den Mechanismus der Harnsecretion greift das Nervensystem nur mittelbar durch die Gefässinnervation ein. Durchschneidung der Nierennerven vermehrt die Harnsecretion, wahrscheinlich weil der Tonus der kleinen Arterien gemindert und so der Blutzufluss zu den Glomerulis erleichtert wird. Ausserdem hat man bemerkt, dass gewisse Verletzungen am Boden der vierten Hirnhöhle sehr reichliche Harnsecretion zur Folge haben, die manchmal mit Zuckerausscheidung verbunden ist (siehe S. 343), manchmal nicht. Steigerung der Secretion durch Reizung besonderer Nervenbahnen ist noch nicht nachgewiesen.

Das Secret gelangt aus den Nieren zunächst durch die Harnleiter in einen Behälter, die sogenannte Harnblase, die nahezu 2 Liter fassen kann. Hier verweilt es noch stundenlang und erleidet mehr oder weniger beträchtliche Veränderungen seiner Beschaffenheit. Namentlich wird es stets durch Wasserresorption noch etwas concentrirter, und es mengt sich ihm aus den Schleimdrüschen der Blase Schleim bei. Der Mechanismus der Harnentleerung wird in der descriptiven Anatomie beschrieben.

Wir haben nunmehr noch die einzelnen Bestandtheile des Harnes aufzuführen und ihre physiologische Bedeutung zu erörtern. Vor allen bemerkenswerth sind unter den Harnbestandtheilen eine Reihe von krystallisirbaren Stickstoffverbindungen, Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Kreatinin und einige andere. Der Harnstoff ist im normalen Harn in grosser Menge — mehrere Procente — vorhanden; die anderen genannten Stoffe meist nur spurenweise.

Die genannten Harnbestandtheile sind offenbar die Trümmer der im ganzen Körper gespaltenen Eiweissmoleküle, und zwar scheidet fast der ganze Stickstoffgehalt des zersetzten Eiweisses und der anderen zersetzten stickstoffhaltigen Verbindungen, wie des Leimes, auf diesem Wege aus. Es knüpfen sich daher an diese Stoffe eine Reihe höchst wichtiger Fragen, die hier mit besonderer Berücksichtigung des Harnstoffes erörtert werden sollen. Vor Allem drängt sich die Frage auf, wo der Harnstoff entsteht? Es liegt offenbar am nächsten, anzunehmen, dass der Harnstoff in ähnlicher Weise ein Product der specifischen Thätigkeit der Nierenzellen sei, wie die Gallenstoffe Producte der Leberzellen sind. Dies ist auch in der That am wahrscheinlichsten, obwohl manche Einwände dagegen gemacht sind. Namentlich hat man gegen diese Ansicht die Thatsache angeführt, dass das Blut regelmässig Harnstoff enthält. Der Harnstoffgehalt des Blutes ist aber so klein — meist weniger als 0,1 % — dass recht wohl angenommen werden kann, er sei bedingt durch ein Zurückdiffundiren aus der Niere. Gewichtiger wäre allerdings der Einwand, dass der Harnstoffgehalt des Blutes wachse, wenn die Nieren exstirpirt sind. Sollte sich dies bestätigen, dann wäre allerdings nachgewiesen, dass die Harnstoffquelle irgendwo anders im Körper liegt, und dass die Niere blos der Ausscheidungsort wäre. Die in Rede stehende Thatsache ist aber nicht nur bestritten, sondern einige Forscher fügen noch hinzu, eine Harnstoffanhäufung im Blute finde zwar statt, wenn die Harnleiter unterbunden, nicht aber, wenn die Nieren exstirpirt sind.

Wenn nun auch der Harnstoff als solcher erst in der Niere ent-

steht, so ist damit natürlich nicht gesagt, dass die ganze Zersetzung der eiweissartigen Körper in diesem Organe stattfinde. Im Gegentheil müssen wir uns vorstellen, dass die Zersetzung der Eiweissmoleküle im Thierkörper ein höchst verwickelter Vorgang ist, welcher in verschiedenen Stadien verläuft, deren jedes an einem andern Orte vor sich geht. Nur das letzte brauchen wir in die Niere zu verlegen. Wir hätten alsdann anzunehmen, dass die vielleicht schon ziemlich einfachen stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte der Eiweissmoleküle von den Nierenzellen angezogen und in ihnen noch weiter gespalten werden, wobei als Endproduct eben der Harnstoff aufträte.

Der erste Act der Eiweisszersetzung geschieht schon im Darmkanale. Wir werden nämlich später in der Verdauungslehre sehen, dass die Fermente des Magensaftes und des Pankreas aus den Eiweisskörpern der Nahrung Producte — sogenannte Peptone — bilden können, die zwar in manchen Eigenschaften mit den Eiweisskörpern übereinstimmen, die aber Producte einer sehr wahrscheinlich schon tiefgreifenden Zersetzung sind. Es hat durchaus nichts Unwahrscheinliches, wenn man annimmt, dass diese Stoffe viel leichter als die Eiweisskörper den Angriffen gewisser chemischen Agentien zugänglich sind, und dass sie daher, einmal resorbirt, rasch einer weiteren Zersetzung anheimfallen. Der nächste Schritt der Zersetzung der Peptone findet in der Leber statt, der sie vom Darmkanale aus durch die Pfortader zugeführt werden. Die stickstofffreien Producte dieser Processe werden dann, wie schon in der Lehre von der Leberfunction bewiesen wurde (S. 342), zunächst aufgespeichert als gelegentlich nach Bedürfniss zu verbrauchendes Brennmaterial. Die stickstoffhaltigen Producte aber werden weiter gespalten und liefern zuletzt in der Niere Harnstoff. Nur diese Annahme, wonach die Peptone leichter zersetzbare Stoffe sind als die Eiweisskörper, kann die merkwürdige und beim Menschen sowohl wie bei Thieren sicher erwiesene Thatsache erklären, dass kurz nach einer eiweissreichen Mahlzeit die Harnstoffausscheidung colossal gesteigert wird, derart, dass meist schon 6 bis 7 Stunden nachher der bei weitem grösste Theil des Stickstoffes der Mahlzeit in Form von Harnstoff den Körper wieder verlassen hat. Diese Thatsache bleibt völlig räthselhaft, wenn man die niemals bewiesene, aber oft behauptete Annahme macht, dass die Peptone nach ihrer Resorption ins Blut sich in eigentliches Eiweiss — etwa Serumeiweiss — zurückverwandeln. In der That behauptet man mit dieser Annahme, dass eine ganz mässige Zunahme des Eiweissgehaltes der Säftemasse eine colossale Steigerung der Eiweisszersetzung herbeiführt.

Die der Niere zugeführten stickstoffhaltigen Spaltungsproducte der eiweissartigen Stoffe sind schwerlich schon so kohlenstoffarm wie der schliesslich daraus entstehende Harnstoff. Um ihn zu bilden muss also wohl noch eine gewisse Menge Kohlenstoff in der Niere herausbrennen. Gestützt wird diese Vermuthung durch die Thatsache, dass frisches Nierengewebe stark reducirend wirkt — d. h. begierig Sauerstoff anzieht —, wohl eben vermöge seines Gehaltes an jenem zur sofortigen theilweisen Verbrennung bestimmten stickstoffhaltigen Spaltungsproducte des Eiweisses. Auch ist erwiesen, dass in der Niere während des Lebens ein verhältnissmässig bedeutender Verbrauch an Sauerstoff statt hat, da in ihr eine grosse Menge arterielles Blutes in auffallend tief venöses verwandelt wird. Die in Rede stehende Vermuthung führt zu der Folgerung, dass nach einer eiweissreichen Mahlzeit die Kohlensäurebildung im Körper unmittelbar vermehrt werden müsste, was bei blosser Aufnahme von Fetten und Kohlehydraten nicht zu erwarten wäre, da diese Nahrungsstoffe ganz zu gelegentlicher functioneller Verbrennung aufgespeichert werden. In Versuchen an Hunden hat man in der That bemerkt, dass reichliche Eiweissnahrung die Kohlensäurebildung in den nächsten Stunden mehr steigert als Fett- und Kohlehydratnahrung. Auch stimmt hierzu sehr gut die früher oft gehörte Bezeichnung der eiweissreichen Nahrungsmittel als „erhitzender“.

Wenn nun auch wahrscheinlich die vom Darmkanale aus dem Blute zugeführten Peptone die Hauptquelle des Harnstoffes bilden so sind sie doch nicht die einzige. Etwas Harnstoff wird nämlich auch gebildet und entleert, wenn längere Zeit gar keine eiweissartigen Körper in den Darmkanal eingeführt werden. So hat man bei Geisteskranken Gelegenheit gehabt, Harnstoffausscheidungen zu beobachten, nachdem dieselben drei Wochen keine Nahrung zu sich genommen hatten. Es ist hieraus zu schliessen, dass eine mässige Zersetzung eiweissartiger Stoffe im Thierkörper immer stattfindet, so lange das Leben besteht. Die Eiweisszersetzung, deren Maass wir in der Harnstoffausscheidung vor uns haben, wird nicht gesteigert durch Muskelarbeit. Man wird hierin eine bemerkenswerthe Stütze des weiter oben (siehe S. 33) bewiesenen Satzes finden, dass bei der Muskelarbeit Eiweissverbrennung keine wesentliche Rolle spielt. Sehr merkwürdig ist die pathologische Beobachtung, dass in den schwersten Fällen von *diabetes mellitus* durch Muskelarbeit die Harnstoffausfuhr merklich gesteigert wird. Man könnte diese Thatsache etwa so deuten, dass beim Diabetiker, wo die Leber ihre Function der Bereitung stickstofffreies Brennmateriales für die Muskeln eingestellt hat, dies Brennmaterial im Muskel selbst durch Spaltung von Eiweiss gebildet wird.

Die übrigen stickstoffhaltigen Harnbestandtheile sind ohne Zweifel analoges Ursprunges wie der Harnstoff selbst, und es ist daher nicht nöthig, hier darüber noch besonders zu handeln.

Neben den besprochenen enthält der Harn noch einige weniger wichtigen organischen Verbindungen. Vor Allem augenfällig ist die Anwesenheit eines gelben Farbstoffes von der Formel $C_{32}\ H_{40}\ N_4\ O_7$ Urobilin oder Hydrobilirubin genannt — der indessen nur in äusserst geringen Mengen vorhanden ist. Sodann finden sich einige stickstofffreie organische Säuren, namentlich regelmässig Oxalsäure und öfters auch Bernsteinsäure vor. Sie sind wahrscheinlich auch im Stoffwechsel selbst entstandene Zersetzungsproducte. Ihr Ursprung ist jedoch nicht mit voller Sicherheit ermittelt und hat auch bei der geringen Menge, in welcher diese Stoffe vorkommen, weniger Interesse.

Von unorganischen Salzen enthält der Harn Kochsalz, Chlorcalcium, schwefelsaure Alkalien und die Phosphate des Natrons, des Kalks und der Magnesia. Im Ganzen muss selbstverständlich die Menge der ausgeschiedenen Salze der Menge der aufgenommenen gleich sein, wenn der Gehalt des Körpers an Salzen unverändert bleiben soll. Im Einzelnen aber ist die Ausscheidung von Salzen nicht ausschliesslich durch die Salzzufuhr in der Nahrung bedingt. Namentlich hat man beobachtet, dass die Ausscheidung des Kochsalzes bei vollständigem Hunger nicht aufhört. Die Kochsalzausscheidung ist also wahrscheinlich, zum Theil wenigstens, an die Zersetzung der Eiweisskörper geknüpft, mit denen Kochsalz und andere Salze der Säfte und Gewebe in einer Art von chemischer Verbindung sich zu befinden scheinen. Man kann sich hiernach vorstellen, dass bei Zersetzung jedes Eiweissmoleküles ein damit verbunden gewesenes Salztheilchen frei und ausscheidbar wird.

Im normalen Harn sind fast stets mehr Säuren (organische und unorganische), als die zugleich vorhandenen Alkalien sättigen können. Die Flüssigkeit reagirt daher regelmässig sauer hauptsächlich durch die reichliche Anwesenheit von Mononatriumphosphat. Der menschliche Harn kann übrigens, ohne dass man es als krankhaft zu betrachten hätte, neutral oder alkalisch reagiren. Es ist dies der Fall bei vorwiegend vegetabilischer Nahrung, die grosse Mengen von pflanzensauren Alkalien enthält, welche sämmtlich im Thierkörper in Carbonate verwandelt werden. Der Harn der meisten pflanzenfressenden Säugethiere reagirt daher auch regelmässig alkalisch.

Da sich die Niere dem Bedürfnisse der Körpers nach Ausscheidung von Wasser und von den einzelnen Harnbestandtheilen jederzeit genau anpasst, so hat der Harn zu verschiedenen Zeiten eine

sehr verschiedene Zusammensetzung. Die nachstehende Tabelle mag indessen eine Idee davon geben, welche Mengen der wichtigsten Harnbestandtheile bei einem normal ernährten Menschen in 24 Stunden etwa zur Ausscheidung kommen.

Wasser	1440	Gramme
Harnstoff	35	"
Harnsäure	0,75	"
Chlornatrium	16,5	"
Phosphorsäure	3,5	"
Erdphosphate	1,2	"
Schwefelsäure	2,0	"
Ammoniak	0,65	"
Summa	1500	Gramme
Summa der festen Bestandtheile	60	"
Specifisches Gewicht etwa	1,02	"

VI. Absonderung der Keimstoffe.

1. Männlicher Keimstoff

Der Hoden ist zwar von Geburt an lebensthätig, doch beginnt seine eigentlich absondernde Wirksamkeit erst mit dem Eintritte der Pubertät, denn vorher findet man in den Ausführungsgängen keinen Stoff, dem alle wesentlichen Merkmale des Samens zukämen.

Die Absonderung des männlichen Zeugungsstoffes im Hoden wird durch einen Zellenbildungsprocess vermittelt, welcher in dem aus dem Blute ins Innere der Samenkanälchen übertretenden Bildungsmaterial statthat. Physikalische und chemische Bedingungen und Hergänge des Transsudations- und Zellenbildungsprocesses sind völlig unbekannt, nur von der äusseren Erscheinung derselben giebt das Mikroskop einige Kenntniss. Das Drüsenkanälchen wird jederzeit mit eigenthümlichen Zellen erfüllt angetroffen. Im Innern jeder solchen Zelle entstehen (oft und vielleicht immer neben einem eigenthümlichen bleibenden Kerne) mehrere rundliche Bläschen. Diese bekommen an einem Pole einen fadenförmigen Anhang, der sich allmählich verlängert. Gleichzeitig nimmt das Bläschen selbst eine mandelförmige Gestalt an, und dann ist der „Samenfaden“, aus Kopf und Schwanz bestehend, in der Zelle fertig gebildet. Die in einer Zelle gebildeten Samenfäden durchbrechen nun, zu einem Bündel geordnet, zugleich mit den aneinandergelegten Köpfen und Schwänzen die Zellmembran an zwei entgegengesetzten Enden. Diese letztere löst sich, nachdem sie noch einige Zeit dem Samenfädenbündel in der Mitte der Schwänze

oder auch bruchstückweise kappenartig auf den Köpfen anhaftete, allmählich auf und damit ist der Same vollendet — bestehend aus den Samenfäden und einer sie suspendirenden Flüssigkeit, welche aus dem Reste des Zelleninhaltes und der Intercellularflüssigkeit besteht.

Die Samenfäden haben im Samen eine fortschreitende Bewegung, bewirkt durch schlängelnde Oscillationen des Schwanzes. Die fortschreitende Bewegung hat im Mittel etwa eine Geschwindigkeit von $0{,}27^{mm}$ in der Sekunde. Die Kräfte, welche diese Bewegungsn hervorbringen, sind unbekannt, vielleicht nicht analoger Natur, wie die bei der Muskelbewegung wirksamen Kräfte. Es ist wenigstens behauptet worden, dass direct oder indirect die treibende Kraft der Samenfädenbewegung von endosmotischen oder Quellungsströmungen geliefert wird. Es spricht dafür Manches aus dem reichhaltigen Thatsachenvorrath, der durch Versuche über die Bedingungen der Anregung und Hemmung dieser Bewegungen angehäuft ist. Vor Allem ist zu erwähnen, dass die Bewegung erst lebhaft wird (vielleicht überhaupt erst anfängt) an den Stellen der Samenwege, wo dem eigentlichen Hodensecret andere Flüssigkeiten zugemischt werden — im Nebenhoden. Ferner, dass die Zumischung vieler fremden Flüssigkeiten die Bewegungen anregt. Hierher gehören namentlich 1—5 procentige Lösungen ätzender Alkalien. Alle diese günstigen Bedingungen kommen darin überein, dass sie voraussichtlich das endosmotische Gleichgewicht aufheben, endosmotischen Austausch von Stoffen zwischen der Substanz des Samenfadens und der umgebenden Flüssigkeit veranlassen. Freilich können alle diese Umstände auch als „Reize“ für das Protoplasma aufgefasst werden. Plötzliche sehr starke Verdünnung des Samens mit Wasser, mögen in demselben auch ganz kleine Mengen sonst günstig wirkender Substanzen gelöst sein, macht sofort der Bewegung ein Ende. Das Schwanzende des Samenfadens krümmt sich gegen den Kopf, und diese Oesenfigur, offenbar die Gleichgewichtsfigur des gequollenen Samenfadens, erhält sich unverändert. Dieses Gleichgewicht kann indessen wieder aufgehoben werden. Setzt man nämlich zu dem stark mit Wasser verdünnten Samen neutrale Lösungen von einiger Concentration (Blutserum, Hühnereiweiss, Zuckerlösung, Harnstofflösung 10—30 %, Glycerin-, Amygdalin-, Kochsalzlösung, letztere von 1—10 %), so biegen sich die Samenfäden auf und fangen wieder an sich zu bewegen. — Dass die genannten Lösungen, zu nicht verdünntem Samen gesetzt, für die Bewegungen seiner Fäden kein Hemmniss abgeben, lässt sich nach dem Gesagten schon vermuthen und findet sich in der That durch Versuche bestätigt. — Bemerkenswerth ist, dass auch wässrige Lösungen von narkotischen Stoffen, wenn sie

nicht durch zu grosse Verdünnung wie reines Wasser wirken, die Bewegungen der Samenfäden nicht stören. Aether, Alkohol, Chloroform, Creosot, Gerbsäure, Metallsalze, dem Samen zugesetzt, heben die Bewegung der Fäden auf. Ferner erweisen sich Essigsäure und die Mineralsäuren, letztere selbst in sehr kleinen Mengen dem Samen zugesetzt, der Bewegung seiner Fäden feindlich. — Höchst seltsam ist es endlich, dass auch Lösungen von Gummi, Dextrin und Pflanzenschleim der Samenfädenbewegung auffallend schädlich sind. Um sich davon Rechenschaft zu geben, hat man wohl die auch sonst schon ausgesprochene Annahme gemacht, dass die genannten drei Körper im Wasser nicht eigentlich löslich seien, und dass also ihre sogenannten Lösungen wie reines Wasser wirken müssten.

Die Samenfäden bestehen höchst wahrscheinlich zum grössten Theile aus einer Proteïnsubstanz, daneben enthalten sie aber Fett (beim Karpfen 4,05%) — nach einigen Beobachtungen specifische Gehirnfette — und anorganische Bestandtheile, hauptsächlich Kalk. In einer von den Samenfäden des Karpfens gemachten Analyse betrug die Menge anorganischer Bestandtheile 5,21%. Im Allgemeinen ist der Gehalt an feuerfesten Stoffen so gross, dass bei vorsichtigem Glühen die Asche des Samenfadens in der ursprünglichen Gestalt desselben zurückbleibt.

Ausser den Samenfäden enthält der Same noch Molekularkörnchen von unbekannter Zusammensetzung.

Die Zwischenflüssigkeit, die im eigentlichen Hodensecrete nur sehr spärlich vorhanden ist, enthält einen eiweissartigen Körper, von dem eigentlich nichts Bestimmtes bekannt ist, und ausserdem die Salze des Blutes, überwiegend phosphorsauren Kalk und phosphorsaure Magnesia. Die Reaction des Samens ist alkalisch oder neutral. Der Same im Ganzen (die Fäden eingerechnet) ist reich an festen Stoffen. Im ejaculirten Samen des Menschen sind noch etwa 10% fester Stoffe. Das reine Hodensecret ist jedesfalls reicher an ihnen. Es enthielt beim Ochsen 17,6%, beim Pferde 18,06% festes Rückstandes in einzelnen Bestimmungen.

Ueber die Geschwindigkeit der Samensecretion wissen wir eigentlich nichts. Dass im normalen Zustande die Entleerung des Samens nach aussen gänzlich unterbleiben kann, ist noch kein sicherer Beweis dafür, dass während derselben die Absonderungsgeschwindigkeit der Null gleich geworden ist, denn es könnte auf dem langen und engen Wege vom Hoden zum Penis der gebildete Same wieder resorbirt werden. Jedesfalls ist die Geschwindigkeit im Ganzen gegen die anderer Secretionen klein und variabel ohne bestimmte Perioden. Zu den Einflüssen, welche die Secretion beschleunigen, gehört

wahrscheinlich Erregung des sexuellen Nervensystems und häufige Entleerung des Secretes.

Auf dem Wege vom Hoden zum Penis mischen sich ohne Zweifel dem Samen noch mancherlei Säfte bei. Ersichtlich wird dies daraus, dass der ejaculirte Same an Fäden weit ärmer ist als der aus dem Hoden oder Nebenhoden unmittelbar gewonnene. Die beigemischten Säfte sind die Secrete der Schleimhaut der Samenwege und ihrer Anhangsdrüsen, Prostata und Cowper'schen Drüsen. Die Natur dieser Secrete ist nicht bekannt.

Die normale Entleerung des Samens ist nicht ein einfaches stetiges Abfliessen aus der Urethra, in welche — wie aus der Anatomie bekannt — die Hodenausführungsgänge schliesslich münden. Sie ist verknüpft mit einem Cyklus von Bewegungserscheinungen, welche auf Erregung des sexuellen Nervensystems eintreten; die Erregung kann reflectorisch von der Peripherie (des Pudendus) wie beim Coitus ausgehen, kann aber auch durch innere Bedingungen im Centralorgan entstehen. Sie ist von einem eigenthümlichen, nicht näher definirbaren Zustande des Cerebrospinalcentrums begleitet, den man als Wollustgefühl bezeichnet. Die erste Erscheinung der in Rede stehenden Reihe ist die Erection des Penis (siehe S. 291).

In die bei der Erection des Penis ausgespannte Harnröhre wird nun der Same durch die sehr langsame, aber nicht peristaltische Contraction der musculösen Wände des *vas deferens* und der Samenbläschen befördert, und endlich wird er aus der Harnröhre entleert durch periodisch wiederholte plötzliche Zusammenziehungen des *m. bulbocavernosus.*

2. Weiblicher Keimstoff.

Die Bereitung der Eier im Eierstocke und ihre Entfernung aus demselben ist sehr wesentlich von den bisher betrachteten Secretionen verschieden. Es handelt sich dabei nicht wie bei jenen um die Bildung eines — abgesehen von Differenzen, die sich in mikroskopisch kleinen Intervallen wiederholen — homogenen Stoffes, von welchem grössere oder kleinere Mengen dieselbe Leistung in grösserem oder kleinerem Maasse hervorbringen können. Der Eierstock bildet in seinem Innern für sich bestehende, in sich gegliederte Einheiten, von denen nicht ein Weniger und Mehr zum selben Zwecke zu gebrauchen ist.

Von der Bildung und Beschaffenheit des Eies haben wir bis jetzt nur ganz einseitig morphographische Kenntniss, bezüglich deren auf Histiologie und Entwickelungsgeschichte zu verweisen ist.

Die regelmässige periodische Lösung von Eiern aus dem Ovarium

dauert im Mittel (in Deutschland) vom 16. bis zum 45. Lebensjahre. Während der Schwangerschaft kommt keine Eilösung vor. Mit der Eilösung verbinden sich Erscheinungen im ganzen weiblichen Sexualsystem. Im Allgemeinen können sie als congestive bezeichnet werden. Man fasst sie zusammen unter dem Namen der Menstruation. Die hervorstechendste der fraglichen Erscheinungen ist eine Entleerung von Blut aus der Vulva, das der Uterusschleimhaut enstammt. Die Dauer dieses Blutflusses kann zwischen ein und acht Tagen schwanken, sie dürfte im Mittel vier Tage betragen und zwar soll sie der Eilösung vorangehen. — Die Gesammtmenge des bei einer Menstruation ausgestossenen Blutes, dem übrigens Schleim beigemengt ist, wird sehr verschieden angegeben. Die Angaben variiren zwischen 90 und 600gr. Man behauptet, dass die Menge wesentlich von klimatischen Einflüssen abhängig sei, doch dürften die individuellen Einflüsse noch beträchtlicher sein. Zur Berechnung von Mittelzahlen fehlt es an Material. — Einige Physiologen sprechen dem Menstrualblut den Faserstoffgehalt ab. — Der Blutausscheidung selbst geht gemeiniglich reichlichere Secretion der Genitalienschleimhäute voran. — Auch empfindet das Weib meist vor oder während der Menstruation ziehende Schmerzen in den Schenkeln und der Kreuzgegend, oft von wehenartigem Charakter. Letzteres deutet auf Bewegungen der Uteruswand, die vielleicht zur Ausstossung des Blutes helfen.

Das gelöste Eichen gelangt in die freien Bauchfellöffnungen der Fallopi'schen Röhren. Durch welchen Mechanismus sich diese gerade zur Zeit der Eilösung an den Eierstock anlegen, ist gänzlich unbekannt. Der Eileiter hat bekanntlich glatte Muskelfasern, die auf Reizung der benachbarten sympathischen Geflechte in peristaltische Bewegungen gerathen, deren Richtung bald vom Ovarium zum Uterus, bald umgekehrt ist. Ausserdem ist der Eileiter im Innern mit Flimmerepithel ausgekleidet, dessen Cilien so schwingen, dass eine Strömung vom Ovarium nach dem Uterus hin entsteht. Diese beiden bewegenden Momente scheinen aber zur Beförderung des Eies vom Ovarium nach dem Uterus nicht thätig zu sein, es müssten denn dieser Bewegung sich ganz besondere Widerstände entgegenstellen. In der That müsste ja das Ei, wenn es von peristaltischen Bewegungen der Tuba ergriffen würde oder in die Strömung der Flimmerhaare ungehemmt hineingeriethe, voraussichtlich sehr bald zum Uterus gelangen. Es braucht aber zu diesem Wege 5—8 Tage Zeit. Das im Uterus angelangte Ei überlassen wir der Entwickelungsgeschichte.

9. Abschnitt. Blutneubildung.

1. Capitel. Nahrungsmittel.

In den vorigen Abschnitten wurde gezeigt, dass alltäglich das Blut des Menschen namhafte Mengen verschiedener Stoffe theils in fester, theils in flüssiger, theils in Gasform an die Aussenwelt abgiebt. Gleichwohl mindert sich in längeren Zeiten weder die Menge des Blutes, noch ändert sich seine Zusammensetzung merklich. Es müssen daher nothwendig neue Stoffe als Ersatz von der Aussenwelt aufgenommen werden. Einen solchen Stoff haben wir schon kennen gelernt in dem beim Respirationsprocesse aus der Luft aufgenommenen Sauerstoff. Dieser kann aber die Verluste nicht allein decken, schon weil er sie an Menge nicht erreicht, dann aber auch, weil eben nicht blos Sauerstoff, sondern auch noch andere Elemente, nämlich Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor und Metalle in den Ausscheidungsstoffen enthalten sind. Es müssen also noch auf einem andern Wege Ersatzstoffe aufgenommen werden. Diesem Bedürfniss entspricht offenbar die Nahrungsaufnahme durch den Mund in den Darmkanal. Der Mensch, sowie jedes Säugethier sucht instinctiv wesentlich folgende chemischen Verbindungen in seinen Darmkanal zu bringen: 1. Wasser, 2. Eiweiss, bald in dieser, bald in jener Modification, 3. ein oder das andere Fett, 4. Kohlehydrate (hauptsächlich Zucker und Stärkemehl), 5. eine Reihe von Salzen, deren Metalle Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen, deren Säuren Chlor, Schwefelsäure, Phosphorsäure sind. Man nennt diese chemischen Verbindungen „Nahrungsstoffe". Ob diese sämmtlichen Stoffe unentbehrlich sind, oder ob vielleicht einige sich gegenseitig vertreten können, ist noch nicht mit Sicherheit ausgemacht, indessen ist unzweifelhaft, dass für das Wohlbefinden, für Leistungs- und Widerstandsfähigkeit des menschlichen Organismus am besten gesorgt ist, wenn keiner der aufgezählten Stoffe auf die Dauer in der Nahrung fehlt.

Was zunächst das Wasser betrifft, so kann dasselbe zwar ganz sicher innerhalb des Thierleibes durch Oxydation aus anderen Ver-

bindungen gebildet werden, aber dies geschieht niemals in solchem Maasse, dass dadurch der tägliche Wasserverlust des Körpers ersetzt werden könnte. Es muss also jedesfalls Wasser als solches eingeführt werden und dies findet, wie allbekannt, in Speisen und Getränken reichlich statt. Es ist ferner selbstverständlich, dass die vorhin aufgezählten Metalle sich weder ineinander verwandeln, noch aus organischen Stoffen gebildet werden können, sie müssen demnach jedes in seinen Salzen aufgenommen werden.

Bezüglich der aufgezählten organischen Nahrungsstoffe ist die Frage nach der Unentbehrlichkeit jedes einzelnen sehr schwierig. Wir wissen positiv, dass durch Zersetzungsprocesse von der Art der im thierischen Organismus verlaufenden die sämmtlichen vorhin aufgezählten anderen organischen Verbindungen aus Eiweiss entstehen können, nämlich verschiedene Fette und Kohlehydrate. Hiernach scheint es, dass sie auch durch Eiweiss in der Nahrung ersetzt werden könnten. Wenn dies auch vielleicht für einige Zeit möglich ist, so spricht doch die instinctive Begierde nach Fetten und namentlich Kohlehydraten, wenn längere Zeit vorzugsweisse Eiweiss als Nahrung genommen wurde, dafür, dass diese stickstofffreien Verbindungen zu einer zweckmässigen Ernährung des menschlichen Körpers unentbehrlich sind. Von den Fetten und Kohlehydraten ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie sich gegenseitig ersetzen können. Dafür kann schon von vornherein ihre Zusammensetzung aus blos drei Elementen: Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, geltend gemacht werden, besonders aber die Erwägung, dass Individuen, die lediglich von animalischer Nahrung leben, fast keine Kohlehydrate, und solche, die nur pflanzliche Kost gewisser Art zu sich nehmen, fast kein Fett einverleiben, beiderlei Individuen aber sich ungestörtes Wohlseins erfreuen. Es ist höchst wahrscheinlich, dass sich im menschlichen Körper Fett aus Kohlehydraten bilden kann. Diese Ansicht ist zwar von manchen Autoren angezweifelt, aber doch nicht positiv widerlegt. Das Eiweiss kann sehr wahrscheinlich in mancher Beziehung durch Leim ersetzt werden.

Die Frage, ob gewisse organischen Nahrungsstoffe unentbehrlich oder durch andere vertretbar sind, ist eigentlich noch mehr zu specialisiren. Man hat nämlich nicht blos zu fragen nach der Unentbehrlichkeit der drei Hauptgruppen, sondern auch darnach, ob vielleicht mehrere verschiedene Repräsentanten jeder Gruppe zu ausreichender Ernährung erforderlich sind. Insbesondere ist diese Frage bezüglich der Eiweisskörper aufzuwerfen. Unter den Bestandtheilen des menschlichen Leibes sind bekanntlich viele eiweissartigen Verbindungen, die höchst wahrscheinlich sehr wesentlich verschiedene

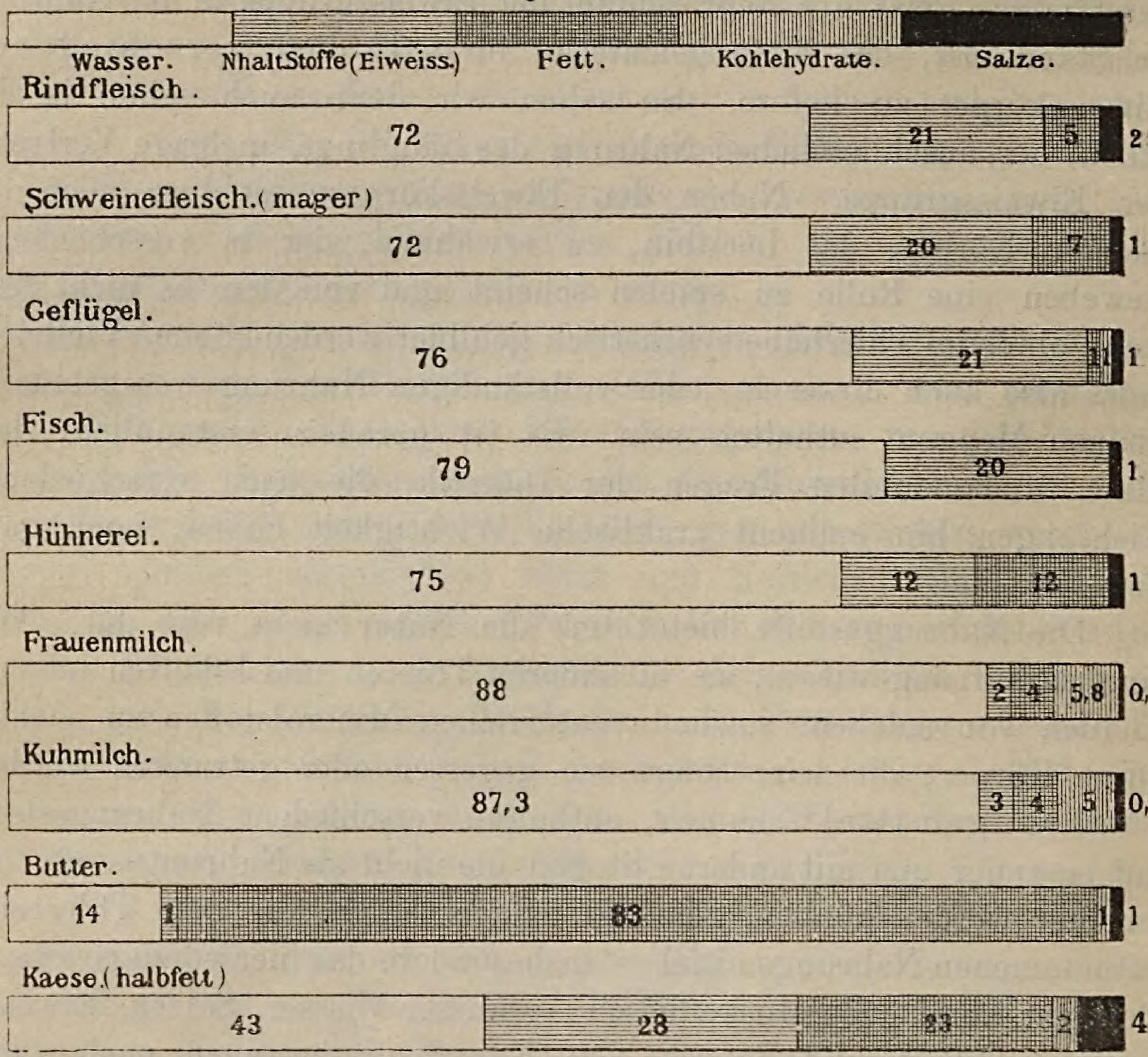
chemische Constitution besitzen. Es ist daher keineswegs selbstverständlich, dass ein Repräsentant der Eiweissgruppe in der Nahrung im Stande ist, das Bildungsmaterial für alle diese verschiedenen Eiweisskörper zu liefern. So sehen wir denn auch schon in der Milch, der auschliesslichen Nahrung des Säuglings, mehrere Vertreter der Eiweissgruppe. Neben den Eiweisskörpern ist hier noch ein anderer Körper, das Lecithin, zu erwähnen, der in verschiedenen Geweben eine Rolle zu spielen scheint und von dem es nicht feststeht, ob er im Thierleibe synthetisch gebildet werden könne. Vielleicht muss also auch dieser in jeder vollständigen Nahrung wenigstens in kleinen Mengen enthalten sein. Es ist geradezu erstaunlich, dass diese fundamentalen Fragen der Diätetik, die nach verschiedenen Richtungen hin eminent praktische Wichtigkeit haben, noch ganz ungelöst sind.

Die Nahrungsstoffe bietet uns die Natur nicht rein dar. Wir sind darauf angewiesen, sie in anderen Thieren und Pflanzen oder in Theilen von solchen, sowie in natürlichen Mineralstoffen zu suchen. Diese Körper, die wir, sofern sie gegessen oder getrunken werden, „Nahrungsmittel" nennen, enthalten verschiedene Nahrungsstoffe mit einander und mit anderen Stoffen die nicht als Nahrungsstoffe betrachtet werden können, gemengt. So enthalten die dem Thierreich entnommenen Nahrungsmittel — insbesondere das hier vorzugsweise in Betracht kommende Muskelfleisch — ausser Wasser, Salzen, Eiweissstoffen, Fetten und Spuren von Kohlehydraten auch noch Blutgefässwände, Sehnen, Fascien, sowie kleine Mengen der sogenannten Extractivstoffe, lauter Stoffe, die entweder gar nicht oder nur in untergeordneter Weise als Ersatzstoffe des Verbrauchten gelten können. Noch mehr Beimengungen ohne Nahrungswerth enthalten die pflanzlichen Gewebe, die als Nahrungsmittel zur Verwendung kommen. Die meisten derselben bestehen zu einem guten Theile aus dem bekannten, im Pflanzenreich weit verbreiteten Zellstoffe. Dieser kann, wenigstens wenn er von alten (verholzten) Zellen stammt, gar nicht einmal in denjenigen Aggregatzustand gebracht werden, welcher seine Ueberführung ins Blut ermöglicht. Dasselbe gilt übrigens auch von dem sogenannten elastischen Gewebe der thierischen Theile.

Die Beimengungen von vollständig unverdaulichen Stoffen zur Nahrung ist keineswegs unbedingt als Schaden zu betrachten. Diese Stoffe nämlich wirken als Reize auf die Darmschleimhaut und regen den Darm zu lebhafteren peristaltischen Bewegungen an und fördern also die Kothentleerung, die bei Zufuhr von ausschliesslich leicht verdaulichen und fast vollständig resorbirbaren Nahrungsmitteln wie

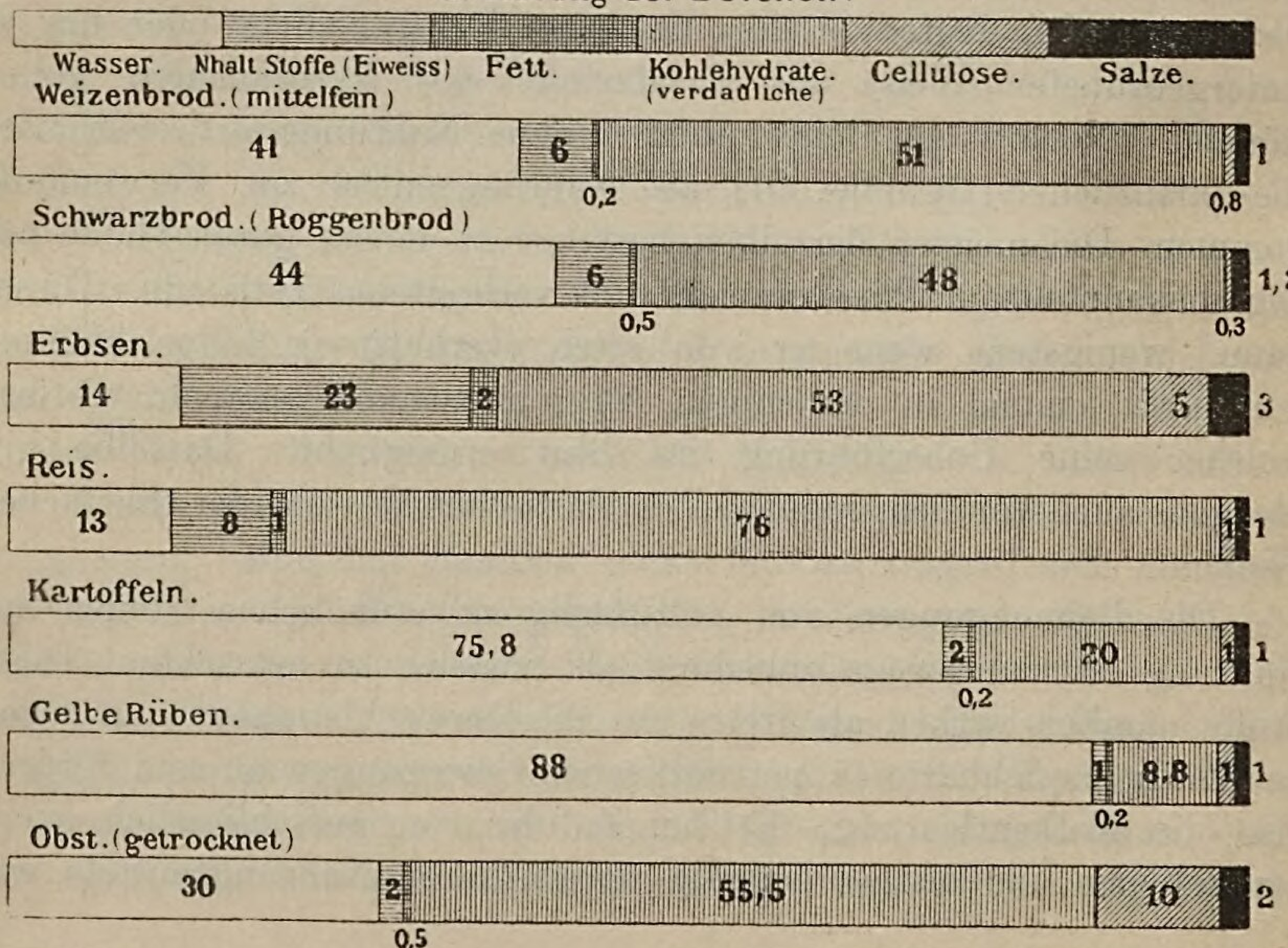
Fig. 49. Animalische Nahrungsmittel.

Erklärung der Zeichen.



Vegetabilische Nahrungsmittel.

Erklärung der Zeichen.



Fleisch, Milch, Ei gern in Stocken kommt. Die Aufnahme von manchen vegetabilischen Nahrungsmitteln, die vorwiegend Cellulose enthalten, wie z. B. Salat und grüne Gemüse, ist also keineswegs ganz zu verwerfen.

Umstehende Schemata (Fig. 49) können eine Anschauung von der Zusammensetzung einiger wichtigen Nahrungsmittel aus dem Thier- und Pflanzenreiche geben. Eine bestimmte Gewichtsmenge, etwa 100^{gr} des Nahrungsmittels, ist repräsentirt durch einen 100^{mm} langen Flächenstreif und dieser ist abgetheilt entsprechend der Zusammensetzung des Nahrungsmittels aus den Hauptnahrungsstoffen, welche gemäss der Zeichenerklärung durch verschiedene Schraffirung kenntlich gemacht sind. Den Abtheilungen sind Zahlen eingeschrieben, welche die Länge der Abtheilungen in Millimetern also geradezu angeben, wie viel Procent des betreffenden Stoffes das Nahrungsmittel enthält.

Die Auswahl zwischen den verschiedenen von der Natur dargebotenen Nahrungsmitteln trifft der Mensch im Allgemeinen selbstverständlich nicht nach physiologischen Reflexionen, sondern nach dem Eindruck, welchen sie auf den Geschmack und Geruchsinn machen. Diese Auswahl muss aber nothwendig einigermassen mit einer rationell physiologischen zusammentreffen. Vermöge der natürlichen Zuchtwahl nämlich müssen sich im Laufe der Generationen die beiden genannten Sinne in der Weise entwickeln, dass nützliche Körper einen angenehmen, schädliche einen widerwärtigen Eindruck auf sie machen. Denn diejenigen Individuen, bei welchen das Umgekehrte stattfand und welche daher schädliche Stoffe begierig einverleibten, nützliche verschmähten, mussten zu allen Zeiten geringere Aussicht auf Gesundheit, langes Leben und Erzeugung von Nachkommenschaft haben. Diese Betrachtung gilt natürlich nur von solchen Körpern, welche seit unvordenklicher Zeit in reichlichem Maasse in Jedermanns Bereiche waren, und es kann ihr nicht der Einwand entgegen gehalten werden, dass manche nur spärlich vorkommende oder erst in neuerer Zeit künstlich erzeugte Körper den meisten Menschen angenehm schmecken, obgleich sie schädlich sind, wie z. B. alkoholische Getränke. Darauf kann eben der Geschmack der Menschen noch nicht gezüchtet sein. Man kann apodiktisch behaupten, wenn uns die Natur von Anfang Wein oder Branntwein ebenso häufig dargeboten hätte wie das nützliche Quellwasser, dann würden gewiss alle Menschen einen Widerwillen gegen seinen Geruch und Geschmack haben, denn es wären ganz sicher nur mit einem solchen Widerwillen ausgerüstete Individuen übrig geblieben. Ein interessantes Beispiel entgegengesetzter Art bietet das Kochsalz,

auch dies bot die Natur dem Menschen im Binnenlande vor dem Entstehen der Cultur nicht zum Genusse dar, und es konnte also der Geschmack nicht darauf gezüchtet werden. Sicher würde es aber den Menschen ebenso wohlschmeckend erscheinen, wenn es von Anfang an bekannt gewesen wäre, da es entschieden nützlich ist.

Die vulgäre Annahme, dass, was gut schmeckt, auch gesund sein müsse, hat also ihre Berechtigung in Bezug auf den durchschnittlichen Geschmck von grösseren Gesammtheiten und auf Nahrungsmittel, welche die Natur reichlich darbietet. Unberechtigt ist sie in Bezug auf die individuellen Neigungen, denn sie können ebensogut schädliche als nützliche Abweichungen von der herangezüchteten Geschmacksrichtung sein.

Bekanntlich verlangt der Geschmack der meisten Menschen besonders zu vegetabilischer Nahrung viel Kochsalzzusatz. Hirten und Jägervölker fragen weniger danach als von Ackerbau lebende. Auch unter den Säugethieren haben nur die Pflanzenfressenden, insbesondere die Wiederkäuer, grosse Begierde nach Kochsalz. Diese bemerkenswerthe Erscheinung ist nicht zu erklären aus dem geringen Gehalt der vegetabilischen Nahrungsmittel an Kochsalz, der kaum viel geringer ist als der der animalischen, sondern vielmehr aus dem grossen Gehalt der Pflanzentheile an Kalisalzen. Diese Kalisalze nämlich setzen sich im Blute zum Theil um mit dem Chlornatriumgehalte der letzteren, z. B. Kaliumcarbonat mit Chlornatrium zu Natriumcarbonat und Chlorkalium. Da aber alsdann die neuentstandenen Natriumsalze anderer Säuren, z. B. Natriumcarbonat in solchem Maasse nicht normale Blutbestandtheile sind, werden sie ausgeschieden. Man kann also geradezu sagen, dass grosse Kalimengen Kochsalz aus dem Blute verdrängen, so dass kalireiche Nahrung einen reichlichen Zusatz von Kochsalz erfordert.

Der Geschmack und Geruchssinn veranlasst uns, auch an den von der Natur dargebotenen Nahrungsmitteln vor ihrer Einverleibung allerlei künstliche Aenderungen anzubringen, namentlich durch Erhitzung (Kochen, Braten, Backen) und ihnen ausserdem allerlei Stoffe zuzusetzen, die an sich keine Nahrungsmittel sind. Auch diese Gewohnheit ist offenbar durch natürliche Zuchtwahl entwickelt. Die in der Küche und Bäckerei gemachten Vorbereitungen bringen nämlich die natürlichen Nahrungsmittel in verdaulichere Form und die Zusätze, die „Gewürze“, sind meistens Stoffe, die auf die Nerven der Mundhöhle und des Darmkanales stark reizend einwirken und so die Secretion der Verdauungsflüssigkeiten anregen. Die Erhitzung der Nahrungsmittel auf den Siedepunkt des Wassers beim Backen, Braten, Kochen hat überdies den grossen Nutzen, dass dadurch schädliche

Parasiten und Bakterien zerstört werden. Ein so zubereitetes Nahrungsmittel nennen wir „Speise“. Von 100^{gr} frischem Fleisch erhält man durch Braten 78^{gr} mit 66% Wassergehalt, beim Kochen 57^{gr} mit einem Wassergehalt von 44%. Die bei diesen Processen in die Brühe übergehenden Bestandtheile sind zwar wohlschmeckend, haben aber für die Ernährung fast gar keinen Werth. Der Glaube an die nährende „Kraft“ der Fleischbrühen ist einfach Vorurtheil.

Selbst die Speisen enthalten aber die meisten Nahrungsstoffe noch immer nicht in solcher Form, dass sie ohne Weiteres in das Blut aufgenommen werden könnten. Hierzu ist vielmehr eine verwickelte mechanische und chemische Bearbeitung im Darmkanal erforderlich, die sogenannte „Verdauung“.

2. Capitel. Verdauung.

Die Aufnahme von fester und flüssiger Nahrung oder Essen und Trinken sind im Allgemeinen willkürliche Acte. Die Motive dazu bilden zwei eigenthümliche Empfindungszustände: „Hunger“ und „Durst“. Der letztere ist ganz offenbar bedingt durch die Erregung gewisser Empfindungsnerven, welche ihre peripherischen Endigungen in der Schleimhaut der Zungenwurzel und des Gaumens finden und daselbst durch Trockenheit gereizt werden. Das Durstgefühl kann daher momentan durch Anfeuchtung dieser Theile beseitigt werden. Wird dabei aber die Blutmasse nicht durch Aufnahme einer grösseren Wassermasse gehörig verdünnt, so kehrt der Durst sehr bald wieder, weil die betreffenden Schleimhautstellen durch Resorption ihrer Feuchtigkeit in das eingedickte Blut rasch wieder trocken werden. Der Hunger ist dagegen nicht durch Reizung bestimmter Empfindungsnerven an ihrer Peripherie bedingt, sondern durch Einwirkung einer gewissen Blutbeschaffenheit auf das Nervencentralorgan selbst. Er ist daher nicht eine bestimmte localisirte Empfindung, sondern eine eigenthümliche Modification des Allgemeinbefindens, ähnlich wie das Athembedürfniss. Beseitigt wird das Hungergefühl durch Anfüllung des Magens. Es kann dies indess keinesfalls so zugehen, dass die Resorption von Nährstoffen dem Blute diejenige Beschaffenheit nimmt, welche die Ursache des Hungers ist. Einerseits nämlich hört das Hungergefühl momentan auf, sowie der Magen mit Nahrungsmitteln gefüllt ist, also lange, ehe auch nur das Mindeste resorbirt werden konnte, anderseits hört sogar das Hungergefühl auf, wenn der Magen mit Körpern ohne Nahrungswerth erfüllt wird. In letzterem Falle kehrt es freilich nach kurzer Zeit wie-

der. Eine befriedigende Erklärung dieser paradoxen Thatsache ist zur Zeit noch nicht gegeben.

Der erste Act der Verdauung geschieht in der Mundhöhle. Feste Speisen werden hier zunächst durch die schneidende und mahlende Bewegung der Zahnreihen gegeneinander mehr oder weniger zerkleinert unter Beihilfe der Zunge, welche die Speisestückchen immer an den rechten Platz zwischen die Zahnreihen schiebt. Der Mechanismus dieser Bewegungen des „Kauens" wird in der descriptiven Anatomie genauer behandelt. Während des Kauens fliesst aus den Speicheldrüsen und Schleimdrüsen der Mundhöhle schleimige Flüssigkeit zu, mit welcher die kleinen Speisestücken zu einem Brei zusammengeknetet werden. Sodann wird er auf der Zungenwurzel zu einem rundlichen Klumpen, dem sogenannten „Bissen", geformt und durch einen eigenthümlichen Mechanismus durch die Rachenhöhle und Speiseröhre zum Magen hinunterbefördert. Im Allgemeinen geschieht dieser Act — des „Schlingens" — durch Verengerung des den fortzuschiebenden Bissen umschliessenden Theiles des Mundrachenrohres, welche Verengerung sich dann successive auf weiter abwärts gelegene Theile erstreckt. Man bezeichnet solche Bewegungen als „peristaltische". Welche Muskeln der Zunge, des Gaumens, des Schlundes, der Speiseröhre an diesem Acte theilnehmen und in welcher Reihenfolge, das lehrt die descriptive Anatomie. Es ist gut, zu bemerken, dass für das Schlingen der Speichel oder das Mundsecret im Allgemeinen von grosser Bedeutung ist, denn es giebt dem Bissen die nöthige Schlüpfrigkeit zum leichten Hinabgleiten. Ganz ohne Mundsecret würde es z. B. unmöglich sein, ein trockenes Stück Brot in den Magen zu fördern.

Während der Acte des Kauens und des Schlingens beginnt auch schon die chemische Einwirkung des Speichels. Erstens können sich manche leicht lösliche Stoffe, z. B. Zucker und Salze, im Wasser des Speichels auflösen. Zweitens aber enthält der Speichel (siehe S. 335) ein Ferment, welches auf einen der wichtigsten Nahrungsstoffe, nämlich auf das Stärkemehl, eine besondere chemische Wirkung ausübt. Es verwandelt dasselbe in Zucker. Diese Wirkung, die man die „diastatische" oder „sacharificirende" nennt, wird durch die erhöhte Temperatur in der Mundhöhle begünstigt. Noch höhere, der Siedehitze nahe gelegene Temperaturen heben die Wirksamkeit des Speichelfermentes wie die der meisten anderen bekannten Fermente derart auf, dass sie auch nach der Wiederabkühlung nicht mehr vorhanden ist. Wahrscheinlich beruht diese Zerstörung der Fermente auf einer Dissociation ihrer Moleküle, die bei manchen Fermenten mit Gerinnung verbunden zu sein scheint. Das Stärke-

mehl kommt bekanntlich in der Natur stets in einer besonderen Form, den sogenannten Stärkekörnchen, vor. In ihr ist es der diastatischen Wirkung des Mundspeichels wenig zugänglich. Bei einer Temperatur von etwas über 60° quillt das Stärkemehl mit Wasser zu dem sogenannten „Kleister" auf. Von diesem kann das Speichelferment in kurzer Zeit beträchtliche Mengen in Zucker verwandeln. Es ist daher von grösster Wichtigkeit, dass man stärkemehlhaltige Nahrungsmittel vor ihrem Genusse mit Wasser einer höheren Temperatur aussetzt, wie dies in der That beim Zubereiten von Mehlspeisen, beim Sieden und Braten der Kartoffeln (welche selbst schon Wasser genug enthalten), beim Backen des Brotes etc. geschieht. In allen diesen Speisen befindet sich das Stärkemehl im gequollenen Zustande und ist daher der diastatischen Wirkung des Speichels sehr zugänglich. Vom chemischen Gesichtspunkte betrachtet ist die Sacharification des Stärkemehls eine „hydrolytische Spaltung", da das Stärkemolekül füglich als Anhydrid des Traubenzuckers angesehen werden kann. Von der hydrolytischen Wirkung eines Fermentes könnte man sich etwa folgende schematische Vorstellung machen, bei der klar hervortritt, wie einerseits Wassermoleküle in die Reaction eintreten, und wie andererseits das Ferment sich immer wieder regenerirt, so dass ein Fermentmolekül nach einander unzählige Moleküle des fermentationsfähigen Körpers spalten kann. Denken wir uns das Ferment als das Hydrat F — O — H eines Radikales F, den fermentationsfähigen Körper als anhydridische Verbindung R — O — R eines Radikalen R. Nun entstehen durch Aufeinanderstossen dieser beiden Moleküle

R ̶ O ̶ H
F ̶ O ̶ R

zunächst die Moleküle R — O — F und R — O — H und dann setzt sich das eine Molekül, in welchem sich ein R an das F angehängt hatte, mit einem Wassermolekül um nach dem Schema

R ̶ O ̶ F
H ̶ O ̶ H = R — O — H + F — O — H

Dann ist ein Wassermolekül verbraucht, es sind zwei Hydratmoleküle R — O — H enstanden und das Fermentmolekül F — O — H ist regenerirt. Man wird freilich annehmen müssen, dass, wie bei dem analogen Processe der Aetherbildung aus Schwefelsäure und Alkohol der Process in der Lösung auch im umgekehrten Sinne verlaufen kann, dass wenigstens bei der grossen Neigung des Fermentradikales sich durch O mit R zu verknüpfen gelegentlich auch einmal der Process so

F ̶ O ̶ H
R ̶ O ̶ H = F — O — R + H — O — H verläuft. So erklärt es sich, dass, wenn die gebildeten Hydratmoleküle R — O — H

nicht immer aus der Lösung entfernt werden, der Spaltungsprocess bald stille steht.

Die vorstehende Betrachtung macht nicht den Anspruch, die hydrolytischen Spaltungen, insbesondere die Zuckerbildung aus Stärkemehl, vollständig aufzuklären, denn es handelt sich offenbar um die Spaltung eines mehrfachen Anhydrides, wo verschiedene Zwischenproducte entstehen.

Schon durch sehr kleine Mengen von Salzsäure oder Schwefelsäure wird der Speichel unwirksam gemacht und auch nach der Neutralisation kehrt die Wirksamkeit nicht wieder, dagegen verträgt er Zusätze kleiner Mengen von Essigsäure oder Weinsäure, ohne seine Wirksamkeit einzubüssen. Grössere Mengen dieser organischen Säuren heben zwar die diastatische Wirksamkeit des Speichels auf, sie kehrt aber nach der Neutralisation wieder. Erhöht man die natürliche schwach alkalische Reaction des Speichels durch Zusatz nur kleiner Mengen von Kali oder Natron, so ist die diastatische Wirksamkeit unwiederbringlich verloren.

Im Magen angekommen übt der Speisebissen theils rein mechanisch, theils chemisch auf Nervenenden eine reizende Wirkung aus, die nicht zum Hirn geleitet wird, um als Empfindung zum Bewusstsein zu kommen, sondern wahrscheinlich schon in den Ganglienzellen der Magenschleimhaut selbst auf die Labdrüsen reflectirt wird und diese zur Secretion ihres specifischen Saftes veranlasst. Als chemische Reize wirken wohl auch die den Speisen zugesetzten Gewürze, z. B. Pfeffer, Kochsalz etc. Der Magensaft enthält freie Salzsäure; doch ist die Menge derselben wohl meist nicht gross genug, um das Ferment des Speichels vollständig zu entkräften, oder sie ist durch andere im Mageninhalte vorhandene Körper, z. B. Eiweisskörper, locker gebunden und an der Zerstörung des Speichelfermentes gehindert.

Neben der freien Säure enthält der Magensaft ein specifisches Ferment, das sogenannte „Pepsin", und diese beiden Agentien zusammen üben die verdauende Wirkung aus. Sie beschränkt sich auf die eiweissartigen Körper und den Leim, während sie die sämmtlichen anderen Nahrungsstoffe, als Fette, Amylum etc., unverändert lässt. Die Wirkung des Magensaftes kann zwar im Magen von Thieren durch Fisteln direct beobachtet werden (ja es ist sogar in der Geschichte der Physiologie aus älterer Zeit eine Reihe von Beobachtungen an einer Magenfistel eines Menschen bekannt), bequemer kann man aber diese Wirkung studiren, wenn man aus einer Magenfistel entnommenen Magensaft ausserhalb des Körpers auf die Nahrungsstoffe einwirken lässt. Genau ebenso wie der natürliche, von den Magendrüsen wirklich abgesonderte Saft wirkt ein wässriger

Auszug der Magenschleimhaut eines geschlachteten Thieres, dem man so viel Salzsäure zusetzt, dass die ganze Flüssigkeit davon etwa $^2/_{10}$ bis $^3/_{10}$ Procent enthält — sogenannter künstliche Magensaft.

Alle eiweissartigen Körper werden durch den Magensaft zunächst in die unter dem Namen des Acidalbumius bekannte Modification übergeführt, welche in höchst verdünnten Säuren und höchst verdünnten Alkalien selbst bei Siedehitze löslich ist, bei der Neutralisation aber ausfällt. Wird Eiweiss noch längere Zeit bei einer Temperatur von etwa 40⁰ der Wirkung des Magensaftes ausgesetzt, so lösen sich geronnene Eiweisskörper auf und es treten tiefergreifende Zersetzungen ein, aus denen verschiedene Producte hervorgehen, die in dem chemischen Anhange eingehend erörtert sind.

Eine ähnliche Wirkung wie auf Eiweiss äussert der Magensaft auf Leim. Er verwandelt denselben in eine bei Abkühlung der Lösung nicht mehr gelatinirende Substanz, welche man als „Leimpepton“ bezeichnet.

Den chemischen Vorgang bei der Bildung von Peptonen aus Eiweiss und Leim wird man ansehen dürfen als einen „hydrolytischen“ Spaltungsprocess, ähnlich wie die Sacharification des Stärkemehls. Das heisst, man kann annehmen, dass in dem sehr grossen und complicirt gebauten Eiweissmolekül mehrere Exemplare desselben oder sehr ähnlicher Atomgruppen durch Sauerstoffatome zu einer anhydridartigen Verbindung verknüpft sind, und dass diese Verknüpfung durch die Wirkung des Magensaftes unter Eintritt von Wassermolekülen derart gesprengt wird, dass die Hydrate jener Atomgruppen entstehen, und diese wären dann eben die Peptonmoleküle. Diese Anschauungsweise wird besonders durch die Thatsache gestützt, dass andauernde Erhitzung der Eiweisskörper mit Wasser über den Siedepunkt im geschlossenen Raume dieselben Peptone entstehen macht wie die Magenverdauung.

Wie energisch die Anziehung zwischen den Fermentmolekülen und den Eiweissmolekülen bei der Pepsinverdauung ist, kann man in einem sehr schönen Versuche sehen, der überhaupt ganz besonders geeignet ist, die Wirkung des Pepsins in saurer Flüssigkeit auf Eiweisskörper anschaulich zu machen. Man bringe auf einen Trichter mit enger Ablauföffnung in verdünnter Salzsäure gequollene Fibringallerte, die auf etwa 40⁰ erwärmt ist. Von selbst wird kein Tropfen davon abfliessen. Bringt man jetzt darauf einige Tropfen natürliches oder künstliches Magensaftes, so beginnt zusehends die Verflüssigung des geronnenen Eiweisskörpers, und die gebildete Flüssigkeit tropft ab. Das Merkwürdigste ist aber, dass die Verflüssigung in wenigen Stunden eine fast vollständige ist, so dass die

ganze Masse mit Hinterlassung geringer Reste abgeflossen ist. Hieraus geht hervor, dass die Pepsinmoleküle, nachdem sie einen Theil des Fibrins verflüssigt haben, sich mit grosser Begierde im Vorbeisickern wieder an neue Mengen noch festes Fibrins anhängen, um auf diese zu wirken, denn wenn die Pepsinmoleküle mit der Flüssigkeit, die sie eben gebildet haben, abtropften, so würde die Wirkung bald zu Ende sein und der grösste Theil der Fibringallerte müsste ungelöst auf dem Trichter liegen bleiben. Die bei diesem Versuche abgetropfte Flüssigkeit enthält übrigens zunächst hauptsächlich Acidalbumin, in Pepton wird dasselbe erst durch länger dauernde Digestion mit dem Pepsin vollständig verwandelt.

Ausser dem Pepsin enthält der Magensaft noch ein anderes „Lab“ genanntes Ferment, dessen Wirkung darin besteht, die Lösung des Caseïns zum Gerinnen zu bringen. Die Wirkung verläuft bei gehöriger Temperatur (etwa 40°) äusserst rasch, so dass eine grosse Milchmenge durch einen kleinen Zusatz von Magensaft resp. von Magenschleimhautextrakt in wenigen Minuten zur vollständigen Gerinnung gebracht wird. Offenbar muss die Wirkung dieses und anderer Gerinnungsfermente ganz anderer Art sein als die der hydrolytischen. Bei jenen nämlich kann es unmöglich zur schliesslichen Gesammtwirkung erforderlich sein, dasss jedes Molekül des fermentationsfähigen Körpers einmal mit einem Fermentmoleküle in Berührung gewesen sein muss. In der That muss sich ja jedes in die gerinnbare Lösung eingetragene Molekül des Gerinnungsfermentes durch seine Wirkung sogleich mit einer festen Hülle geronnener Substanz umgeben und abschliessen. Man sieht auch eine ganz vorsichtig auf einen Tropfen Fermentbrei aufgetragene Milchmasse so schnell im Ganzen gerinnen, dass in der kurzen Zeit unmöglich Ferment durch Diffusion überall hindurchgedrungen sein kann. Bei fermentativen Gerinnungen muss sich also offenbar der Process, an einer Stelle angeregt, von selbst durch die Masse fortpflanzen.

Man könnte eine teleologische Bedeutung der Milchgerinnung im Magen darin sehen, dass dadurch bei Milchnahrung das Pepsin im Magen festgehalten wird. Es hängt sich nämlich nachgewiesenermassen an geronnene Caseïnflocken ebenso begierig wie an Fibrinflocken. Auch andere geronnenen Eiweisskörper verhalten sich gerade so.

Der Magensaft löst ferner durch seinen Salzsäuregehalt die schwerlöslichen Salze des Kalkes und der Bittererde, die in den Nahrungsmitteln enthalten sind.

Eine bemerkenswerthe Wirkung des Magensaftes besteht noch in der Zerstörung der Fäulnissfermente. Schwerlich ist sie der Säure, welche allerdings für sich schon die Fäulniss hemmt, allein zuzu-

schreiben. Man kann sich von der energischen antiseptischen Wirkung des Magensaftes leicht dadurch überzeugen, dass derselbe, mit Eiweisskörpern gemischt, wochenlang bei hoher Sommertemperatur offen stehen darf, ohne dass sich eine Spur von Fäulniss einstellt. Wenn man bedenkt, welche Menge von Fäulnissferment selbst der Mensch mit den Nahrungsmitteln zu sich nimmt – ganz zu schweigen von vielen Thieren, denen gradezu faulende Körper als regelmässige Nahrung dienen — und dass die sonstigen Bedingungen zur Fäulniss im Magen und Darmkanale die günstigsten sind, so darf man annehmen, dass die antiseptische Wirkung des Magensaftes für den thierischen Haushalt von Wichtigkeit ist.

Auf Kohlehydrate und Fette hat der Magensaft keinerlei Wirkung, jedoch kann die Sacharification von Stärkemehl unter dem Einflusse des mit verschluckten Speichels im Magen weiter gehen, wenn nicht allzuviel Säure gegenwärtig ist.

Nachdem wir die Wirksamkeit des Magensaftes kennen gelernt haben, müssen wir die Frage aufwerfen, ob bei der Verdauung der ganze Eiweissgehalt einer aufgenommenen Mahlzeit auch wirklich im Magen in Peptone verwandelt wird, oder ob vielleicht ein mehr oder weniger grosser Bruchtheil jenes Eiweisses den Magen schon verlässt, ehe er die Wirkung seines Saftes erfahren hat. Nach Versuchen an Hunden ist sehr wahrscheinlich, dass in der That der Eiweissgehalt von verzehrtem Fleische im Magen fast ganz in Peptone verwandelt wird, welche in dem Maasse, wie sie gebildet werden, sogleich in den Dünndarm übertreten und hier der Resorption anheimfallen. Nennenswerthe Mengen von unverdauten Fleischtheilen gehen in den Dünndarm nicht über. Dieser Process der Magenverdauung dauert sehr lange Zeit, denn von einer reichlichen Fleischmahlzeit findet man beim Hunde nach 9 Stunden noch namhafte Reste unverdaut. Erst nach 12 Stunden ist er ganz leer. Versuche mit der Magenpumpe haben ergeben, dass ein gesunder Mensch eine mässige aus Suppe, Fleisch und Brot bestehende Mahlzeit in 7 Stunden vollständig verdaut. Durch solche Versuche ist ferner festgestellt, dass *jeder Zusatz alkoholischer Getränke zur Mahlzeit die Verdauung verzögert*.

Wenn in der Regel der Eiweissgehalt der Nahrung fast ganz in Pepton verwandelt und dies, wie früher wahrscheinlich gemacht wurde, in der Leber gespalten wird, so muss man vermuthen, dass die Bedeutung des grössten Theiles des Nahrungseiweisses nicht darin besteht, dass es — wie man früher meist angenommen hat — zum Ersatze der verbrauchten eiweissartigen Gewebebestandtheile dient, oder — wie man es wohl ausdrückte — „plastisch“ verwendet wird, sondern dass das Eiweiss nach Abspaltung seines Stickstoffgehaltes wie die Fette und

Kohlehydrate als Brennmaterial zur Unterhaltung der Functionen dient. Die „plastische“ Verwendung des Eiweisses zum Neuaufbau zerstörter Gewebselemente geschieht wahrscheinlich im Allgemeinen in sehr spärlichem Maasse. Hierzu genügt wohl meist das unverdaut zur Resorption kommende Eiweiss. Uebrigens schliesst die Annahme, dass die Peptone regelmässig in der Leber gespalten werden, keineswegs die Möglichkeit aus, dass unter besonderen Umständen auch Eiweiss aus Peptonen wieder gebildet werden könne. Die ungeheueren Eiweissausgaben z. B., welche zuweilen aus der Milchdrüse stattfinden, würden sich kaum vertragen mit der Annahme, dass auch in diesem Falle fast alles Eiweiss der Nahrung nach der Peptonisirung sogleich weiter gespalten würde.

Bei einem in Verdauung begriffenen Thiere findet man im Magen stets nur sehr wenig Flüssigkeit, welche die zu verdauenden festen Nahrungsmittel nur eben durchfeuchtet. Diese Thatsache ist höchst auffallend angesichts der Erfahrung, die man bei jedem künstlichen Verdauungsversuche macht, dass energische Pepsinwirkung nur in sehr verdünnter Lösung stattfindet. So wie die Flüssigkeit verhältnissmässig grosse Mengen von Eiweiss oder Pepton in Lösung enthält, stockt die Pepsinwirkung. Man wird demnach wohl annehmen müssen, dass die im lebenden verdauenden Magen vorhandene Flüssigkeitsmenge zwar klein, aber doch jederzeit sehr verdünnt, d. h. arm an gelöstem Eiweiss und Pepton ist. Dies kann dadurch bewirkt werden, dass die gebildete Lösung immer sehr bald den Magen verlässt und durch neues dünnes Secret ersetzt wird. Das Pepsin selbst braucht dabei nicht nothwendig immer durch neues ersetzt zu werden, da dasselbe, wie wir oben (S. 384) sahen, eine grosse Neigung hat, sich an die Moleküle noch ungelöstes geronnenen Eiweisses und Caseïns anzuhängen. Das Pepsin bleibt also vielleicht grossestheils mit diesem im Magen zurück und wirkt weiter, wenn nur saure Flüssigkeit aus den Drüsen nachströmt. Die Wichtigkeit eines sehr geringen Gehaltes der Lösung an gelöstem Eiweiss und namentlich an Pepton für das Fortschreiten der Verdauung erhellt aus der obigen Betrachtung. (Siehe S. 381 und 382.) Inwiefern diese Betrachtung Licht auf die Zweckmässigkeit der Milchgerinnung im Magen wirft, ist ebenfalls oben (S. 384) schon angedeutet.

Einer der dunkelsten Punkte der Verdauungslehre ist der Uebergang des Inhaltes aus dem Magen in den Dünndarm durch den sogenannten Pylorus, der meist durch den Tonus seines starken Ringmuskels ziemlich fest geschlossen scheint. Wir sahen soeben, dass schon bald nach der Nahrungsaufnahme verflüssigte und verdaute Eiweisskörper in den Darm übertreten, während das noch unverdaute

Eiweiss im Magen zurückgehalten wird. Der Wirkung des Magensaftes überhaupt nicht zugängliche Stoffe, wie Fette und Kohlehydrate, scheinen, auch ohne dass sie verflüssigt wären, schnell in den Darm überzugehen. Absolut unverdauliche Körper, wie Steine, Holzstücke u. dgl., können auch den Pylorus passiren. Ob solche schneller durchgelassen werden als verdauliches, aber noch nicht verdautes Eiweiss, oder ob sie bis zuletzt im Magen verbleiben, ist nicht festgestellt. Es macht fast den Eindruck, als ob der Pylorus mit zweckmässiger Auswahl alles Verdaute und im Darme erst Verdauliche, sei es flüssig, sei es fest, rasch durchliesse, dagegen dem im Magen noch weiter zu Verdauenden den Durchtritt lange verweigerte. Auch schädliche Stoffe, selbst in flüssiger Form, wie z. B. alkoholische Getränke, verweilen oft lange im Magen, um zuletzt durch Erbrechen entleert zu werden. Durch welchen Mechanismus diese überaus zweckmässigen Wirkungen zu Stande kommen, ist vollständig unbekannt. Auch ist noch nicht einmal sicher ermittelt, welche Kräfte die Ueberführung des Mageninhaltes in den Dünndarm bewirken. Es ist nicht unmöglich, dass die Schwere bei zufälligen Aenderungen der Körperstellung wesentlich mitwirkt, wenigstens hat man von ausgiebigen geordneten peristaltischen Bewegungen der Magenmuskulatur im normalen Zustande nur wenig gesehen.

Ganz bestimmte Thatsachen, die auf eine genau zweckmässige Entleerung des Magens nach dem Darmkanale deuten, liegen bezüglich der Fettüberführung vor. Man hat nämlich durch Schlachten von Hunden, denen vorher eine fettreiche Mahlzeit gegeben war, festgestellt, dass nach einer solchen der Fettgehalt des Magens ganz allmählich abnimmt, und dass der Dünndarm jederzeit eine annähernd gleiche kleine Fettmenge enthält. Hieraus muss geschlossen werden, dass der Magen immer genau so viel Fett entlässt, als im Darm resorbirt worden ist.

Im Duodenum mischen sich dem Speisenbrei – dem sogenannten Chymus — drei neue Secrete bei, nämlich die Galle, der pankreatische Saft und drittens der Saft der kleinen Drüschen der Darmschleimhaut. Diese drei Secrete reagiren alkalisch, so dass die vom Magen her in den Darm fliessende Säure neutralisirt wird. Doch schlägt wohl erst gegen die Mitte des Dünndarms die durchschnittliche Reaction des Inhaltes in die alkalische um, wobei nicht ausgeschlossen ist, dass die an der Darmwand klebende Flüssigkeit schon weiter oben alkalisch reagirt. Der Erguss der in der Gallenblase aufgespeicherten Flüssigkeit scheint bewirkt zu werden, indem die Berührung der Papille des Gallenganges mit dem sauren Speisebrei einen Reiz ausübt, der sich auf die muskulösen Wände der Gallen-

blase reflectirt. Die erste Wirkung der Galle besteht darin, dass sie die Wirksamkeit des Pepsins vernichtet. Die vom Magen herkommende Salzsäure fällt nämlich die im freien Zustande schwer lösliche Glykocholsäure zum Theil nieder und dieser Niederschlag reisst das Pepsin mit. Ferner hat man beobachtet, dass mit Galle durchfeuchtete Membranen feine Fetttröpfchen leichter durch ihre Poren durchtreten lassen. Eine fernere chemische Wirkung der Galle auf Bestandtheile der Fette wird noch weiter unten zu erörtern sein. Eine antiseptische Wirkung besitzt die Galle entschieden nicht, wie früher oft behauptet wurde.

Der pankreatische Saft enthält drei verschiedene Fermente, welche auf die drei Hauptgruppen der Nahrungsstoffe umsetzend einwirken. Diese Fermente finden sich übrigens auch im wässerigen oder im Glycerinauszug der Drüsensubstanz, und es kann ihre Wirkung daher bequemer an solchen Extracten studirt werden, die viel leichter herzustellen sind als Pankreassecret. Eines dieser Fermente hat diastatische Wirkung auf die Kohlehydrate wie das Speichelferment und es soll dieselbe nach allgemeiner Annahme noch viel energischer sein. Wahrscheinlich ist es sogar im Stande, Cellulose, wenn sie nicht ganz verholzt ist, allmählich in Zucker zu verwandeln. Man hat nämlich durch Fütterungsversuche im Grossen nachgewiesen, dass Pflanzenfresser beträchtliche Mengen von der Cellulose ihres Futters ins Blut aufnehmen können. Auch dem menschlichen Darmkanale ist es — freilich in geringerem Maasse — möglich. Schwerlich wird diese Aufnahme in anderer Form als in der des Zuckers geschehen. Da wir nun kein energischeres diastatische Ferment im Thierkörper kennen als das des Pankreas, so wird man ihm die Fähigkeit, Cellulose zu sacharificiren, beilegen müssen. Direct experimentell erwiesen ist freilich dieselbe noch nicht.

Ein zweites Ferment des Pankreas — Trypsin genannt — wirkt auf die eiweissartigen Körper derart ein, dass alle geronnenen und nicht geronnenen Eiweisskörper in leicht lösliche und leicht diffusible Spaltungsproducte zerfallen. Man hat die letzteren wohl als Pankreaspeptone bezeichnet, obwohl keineswegs erwiesen ist, dass sie mit den durch Pepsinwirkung gelieferten Spaltungsproducten der Eiweisskörper übereinstimmen. Jedesfalls ist in vielen wesentlichen Punkten die Wirkung des Pankreasfermentes von der Pepsinwirkung durchaus verschieden. Diese kann, wie oben gezeigt wurde, nur bei Gegenwart von freier Säure stattfinden, und geronnene Eiweisskörper müssen erst quellen, ehe sie gelöst werden können; die Pankreasfermentwirkung dagegen geht in sauer und in alkalisch reagirenden Lösungen vor sich und setzt keine Quellung der geronnenen Eiweisskörper voraus. In alkalischen Lösungen geht die Wirkung des Pankreasfermentes

sehr leicht in Fäulniss über, aber auch ohne dass Fäulniss eintritt, bringt das Trypsin bei länger dauernder Einwirkung tiefer greifende Spaltungen des Eiweisses hervor, bei denen namentlich Leucin und Tyrosin und andere Amidosäuren gebildet werden. In den unteren Abschnitten des Darmkanales tritt übrigens regelmässig auch eigentliche Fäulniss ein, da eben doch nicht alle Fäulnissbacillen durch den Magensaft getödtet werden, und man findet im Dickdarminhalt Körper wie Indol und Skatol, welche durch eigentliche Fäulniss entstehen.

Das Trypsin hat vielleicht hauptsächlich die Aufgabe, die in Pflanzenzellen eingeschlossenen Eiweisskörper zu peptonisiren, deren aus Cellulose gebildete Wände den Inhalt vor der Einwirkung des Magensaftes schützten, im Dünndarm aber durch das diastatische Ferment des Pankreas gelöst werden. Die in der animalischen Nahrung enthaltenen Eiweisskörper werden, wie wir sahen, schon im Magen wahrscheinlich vollständig peptonisirt, auf sie kann also das Trypsin nicht berechnet sein.

Ein drittes Ferment des Pankreas ist im Stande, Fette zu zerlegen in Glycerin und die Hydrate der betreffenden fetten Säuren. In diesen Process müssen selbstverständlich drei Wassermoleküle für je ein Molekül Fett eingehen. Die freigewordenen Fettsäurehydrate finden im Darmkanale das gallensaure Natron vor und erleiden damit eine Umsetzung, bei welcher sich das Natron mit den stärkeren Fettsäuren zu leicht löslichen Seifen verbindet und die schwächeren Gallensäuren in Freiheit gesetzt werden. Noch grössere Mengen freier Fettsäuren können durch das Natriumcarbonat verseift werden, welches im Darmschleimhautsecrete sehr reichlich vorhanden ist.

Mit der Verseifung von Fetten geht ihre Emulgirung unzertrennlich Hand in Hand. Die feine Zerstäubung des Fettes zu einer sogenannten Emulsion ist nämlich nicht — was man früher wohl angenommen hat — eine Trennung des Zusammenhanges durch mechanische Erschütterungen, von denen im Darmkanal ohnehin gar nicht die Rede sein könnte. Die Zerstäubung des Fettes wird vielmehr bewirkt durch chemische und capillare Kräfte, welche bei theilweiser Verseifung derselben in Wirkung treten. Nun kann aber aus kohlensauren oder gallensauren Alkalien Seife, d. h. fettsaures Alkali nur gebildet werden, wenn freie Fettsäure damit in Berührung kommt. Es ist daher die Anwesenheit freier Fettsäuren eine unerlässliche Bedingung für die Emulgirung von gleichzeitig vorhandenem neutralen Fett. In der That bringt man aus vollkommen neutralem Fette selbst durch heftiges Schütteln mit Lösungen von kohlensaurem oder gallensaurem Alkali keine feine Emulsion zu Stande, und ein Tropfen neutrales Fett bleibt ruhig auf diesen Lösungen liegen. Enthält da-

gegen der Fetttropfen auch freie Fettsäuren, so zerstäubt er auf jenen Lösungen ganz von selbst ohne alle Erschütterung zur feinsten Emulsion, während die freie Fettsäure mit dem Alkali der gelösten Salze sich zur Seife verbindet. Die Fette der Nahrung enthalten nun alle schon von vornherein etwas freie Fettsäure, aber wohl meist nicht genug, um bei ihrer Verseifung das freie Fett zu emulgiren. Man sieht also, dass das Fett spaltende und so neue Mengen freier Fettsäure liefernde Pankreasferment die Emulsion wesentlich fördert.

Die Emulgirung der Fette im lebenden Dünndarm zu erklären, findet übrigens eine Schwierigkeit darin, dass, bei Fleischnahrung wenigstens immer, die durchschnittliche Reaction im oberen Theile des Dünndarms entschieden sauer ist, und dass bei saurer Reaction natürlich eine Verseifung undenkbar ist. Man wird sich hier mit der Vermuthung helfen müssen, dass vielleicht — wie oben angedeutet wurde — unmittelbar an der Wand des Darmes zwischen den Zotten alkalische Reaction herrscht, und dass hier in ganz beschränktem Raume, nicht in der Mitte des Lumens die Verseifung und Emulgirung stattfindet.

Im ganzen Verlaufe des Darmkanales mengt sich dem Inhalt noch das Secret der kleinen Drüschen der Darmschleimhaut der sogenannten Lieberkühn'schen Drüsen bei. Die Menge dieses Secretes lässt sich auch nicht annähernd angeben, jedoch ist sie wahrscheinlich nicht unbedeutend, denn man hat in künstlich isolirten Darmschlingen an Hunden (siehe S. 351), bei gehöriger Reizung in einer Stunde 13—18 ^{gr} Saft von 100 $_{cm}{}^{2}$ Darmoberfläche absondern sehen. Fermente enthält der Darmsaft nicht, seine Bedeutung beruht auf seinem grossen Gehalte an Natriumcarbonat, das, wie oben erwähnt wurde, zur Neutralisirung der Magensäure und zur Verseifung der Fettsäuren dient.

Eine oft besprochene aber noch nicht beantwortete Frage ist die, warum der Magen und der Dünndarm nicht sich selbst verdaut. Die Erörterung der verschiedenen Erklärungsversuche würde die Grenzen eines kurzen Lehrbuches überschreiten.

Obwohl im Verlaufe des normalen Lebens die peristaltischen Bewegungen nicht sehr lebhaft zu sein scheinen, rückt doch im Ganzen der stets ziemlich flüssige Inhalt des Dünndarmes fort und gelangt zuletzt in den Dickdarm. Der Rücktritt des Inhaltes aus dem Dickdarm in den Dünndarm wird durch die Bauhin'sche Klappe verhindert. Die peristaltische Bewegung der Därme steht unter der Herrschaft eines im Darme selbst enthaltenen Nervensystemes, in dessen Spiel das cerebrospinale durch den Vagus anregend, durch den Splanchnicus hemmend eingreifen kann. Anregend wirkt auf das

Darmnervensystem grosser Kohlensäuregehalt des Blutes, so dass bei Erstickung heftige Peristaltik eintritt. Abkühlung unter 19° wirkt lähmend auf die Darmmuskulatur. Es giebt daher kein ungeeigneteres Mittel zur Anregung der Peristaltik des Dickdarmes als die zu diesem Zwecke oft empfohlenen kalten Klystiere. Nur warme Einspritzungen können diesem Zwecke dienen. Eine anregende Wirkung auf die Darmperistaltik wird auch der Galle zugeschrieben. Dass unverdauliche Nahrungsbestandtheile durch mechanischen Reiz die Peristaltik fördern, wurde schon oben (siehe S. 375) erwähnt. Während des Fortrückens verliert der Darminhalt durch die Resorption Wasser und gelöste Stoffe, so dass der Inhalt des Dickdarmes hauptsächlich aus den ungelösten Bestandtheilen der aufgenommenen Nahrung besteht. Doch sind darin auch niedergeschlagene Bestandtheile der Galle enthalten, namentlich Umsetzungsproducte des Gallenfarbstoffes und Reste der Gallensäuren. Diese scheinen nämlich im Darmkanale eine Spaltung zu erleiden, in Taurin und Glykokoll einerseits und Cholalsäure andererseits; die beiden ersteren leicht löslichen Körper verfallen höchst wahrscheinlich der Resorption ganz und die Cholalsäure wenigstens zum Theile, denn es finden sich von ihr, resp. von ihren Umsetzungsproducten, Choloidinsäure und Dyslysin, in den Excrementen stets viel kleinere Mengen, als man nach den verbreiteten Annahmen über die Secretionsgrösse der Galle erwarten dürfte. Die Reaction des Dickdarminhaltes ist meistens die saure, herrührend von überschüssigen Fettsäuren, die durch das Pankreasferment in Freiheit gesetzt sind, oder von Säuren, die durch Gährung aus dem Zucker entstanden sind.

Indem der Inhalt des Dickdarmes weiter gegen den Mastdarm fortrückt, wird er immer noch ärmer an Wasser und löslichen Stoffen, denn auch im Dickdarm findet Resorption statt. Die letzten im Mastdarm angesammelten Reste werden periodisch durch die Afteröffnung entleert, als sogenannter „Koth“ oder „Excremente“. Eine bestimmte Zusammensetzung kann natürlich der Koth nicht haben, da er eben wesentlich aus unlöslichen Resten der Nahrungsmittel besteht, die sehr verschieden sein müssen, je nachdem dieses oder jenes Nahrungsmittel eingeführt wurde; ausserdem enthält er aber stets auch noch mehr oder weniger an sich verdauliche Stoffe, namentlich Stärkemehl und selbst Eiweiss, die nicht vollständig zur Resorption gelangt sind. Er enthält aber auch einige regelmässige Bestandtheile, die von den Darmsecreten und ihrer Wirkung herrühren. Dahin gehören erstens die schon erwähnten Zersetzungsproducte der Gallensäuren und der braune Farbstoff des Kothes, ein Zersetzungsproduct des Gallenfarbenstoffes, dann der den specifischen Kothgeruch be-

dingende Körper — Skatol —, der offenbar der Einwirkung des pankreatischen Saftes und der Fäulnissfermente auf die Eiweisskörper seine Entstehung verdankt, und endlich Schleim, aus den sämmtlichen Schleimdrüsen des Darmkanales stammend. Die Entleerung des Kothes geschieht unter Mitwirkung der Bauchpresse und der peristaltischen Bewegung des Dickdarmes. Der Mechanismus derselben wird in der descriptiven Anatomie behandelt. Unter normalen Verhältnissen findet bei Erwachsenen meist in je 24^h eine Kothentleerung statt. Wenn hieraus auch keineswegs logisch folgt, dass die unverdaulichen Reste einer Mahlzeit durchschnittlich etwa 24^h im Körper verweilen, so wird es sich doch faktisch ungefähr so verhalten.

Im Darmkanal finden sich ausser den festen und flüssigen Stoffen regelmässig auch Gase, und zwar hauptsächlich Kohlensäure, Stickstoff, Wasserstoff, Kohlenwasserstoffe und Spuren von Schwefelwasserstoff. Der Stickstoff ist jedesfalls mit den Speisen verschluckter Stickstoff der Atmosphäre, der zugleich mit verschluckte Sauerstoff ist offenbar vom Blute der Darmcapillaren absorbirt. Die Kohlensäure, Kohlenwasserstoffe und der Wasserstoff rühren von Milchsäure- und Buttersäuregährung des Zuckers her; ob diese durch importirte Fermente oder durch die Fermente der Secrete eingeleitet wird, ist unentschieden. Reichliche Milchsäure- und Buttersäurebildung ist jedesfalls nicht normal. Die Spuren von Schwefelwasserstoff dürften wohl bei der Zerlegung schwefelhaltiger Eiweisskörper durch Fäulniss entstehen.

3. Capitel. Resorption.

Vom Binnenraume des Darmkanales ins Innere des Blutgefässsystems kann ein Stofftheilchen auf zwei Wegen gelangen: einmal direct durch die Wände der in der Darmschleimhaut verbreiteten Blutcapillargefässe und dann auf dem Umwege des Lymphgefässsystems. Ohne Zweifel werden diese beiden Wege von den in den Darmkanal aufgenommenen Nahrungsstoffen betreten. Ihr Uebergang ins Blut auf dem einen oder andern Wege wird „Resorption“ genannt, und man kann also eine directe Blutgefässresorption und eine Lymphgefässresorption unterscheiden. Die erstere kann man auch Venenresorption nennen, da dieselbe sicher vorzugsweise in die Venenanfänge hinein geschieht, denn in den arteriellen Anfängen der Capillargefässe ist sehr wahrscheinlich der Druck im Innern noch so hoch, dass er einem Eindringen flüssiger Stoffe von aussen viel Widerstand leistet und da ohnehin vermöge der Richtung des Stromes die resorbirten Stoffe jedesfalls sogleich in die Venen gelangen.

Der Venenresorption verfällt ohne Zweifel vor Allem eine grosse Menge von Wasser; diese Flüssigkeit durchsetzt mit grosser Leichtigkeit durchfeuchtete Membranen von der Dünnheit der feinsten Blutgefässwände, und eine Kraft, welche sie in diese Gefässe hineinzieht, haben wir in der Anziehung der gelösten Blutbestandtheile, wohl namentlich des Eiweisses. Es hat auch durchaus nichts mechanisch Widersinniges, dass vielleicht aus demselben Gefässrohr an einer Stelle durch den hier herrschenden hohen Druck Wassertheilchen ausgepresst werden, und dass an einer anderen Stelle, wo der Druck niedriger ist, solche Theilchen, von den gelösten Stoffen angezogen, wieder einwandern. An jener Stelle überwiegt der Druck über die Anziehungskräfte, an dieser Stelle die letzteren über den Druck. Diese Anschauungsweise wird noch wesentlich unterstützt durch die besondere Anordnung der Gefässverzweigungen in der Darmschleimhaut. Die aus den Arterienästen entspringenden Capillaren umspinnen nämlich zuerst die Drüsenschläuche in der Tiefe der Schleimhaut und treten dann erst an die Oberfläche derselben und sammeln sich da zu den Venenwürzelchen, so dass hier die Bedingungen für die Resorption, dort — in den Drüsenschläuchen — die Bedingungen für die Transsudation günstiger sind.

Ausser dem Wasser werden höchst wahrscheinlich auch die in echter Lösung befindlichen Stoffe, also Salze, Zucker, Seifen und Peptone von den Venenwurzeln aufgenommen. Alle diese Stoffe sieht man ja auch ausserhalb des Organismus mit Leichtigkeit durch Membranen diffundiren. Als treibende Kräfte, welche diese Wanderung von Stoffen ins Blut bewirken, hat man meist die sogenannten endosmotischen bezeichnet, doch sind diese so wenig bekannt, dass damit keine eigentliche Erklärung der Erscheinung gegeben ist. Unmöglich ist es übrigens nicht, dass auch ein Ueberschuss des Druckes im Darmrohr über den in den Venenwurzeln bei der Ueberführung gelöster Stoffe bisweilen mitwirkt, denn es kann recht gut durch die peristaltischen Zusammenziehungen der Darmwände der Inhalt stellenweise unter einen Druck gesetzt werden, welcher den Druck in den Venen übertrifft.

Dass überhaupt bedeutende Mengen von Nahrungsstoffen direct in die Darmvenen übergehen, wird auch vom teleologischen Gesichtspunkte aus wahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass nur so die Einlagerung der Leber in den Strom des Darmvenenblutes verständlich wird, die offenbar die Aufgabe hat, dieses ganz besonders geartete Blut erst so umzuwandeln, dass es ohne Schaden der übrigen Blutmenge beigemengt werden kann. Die besondere Beschaffenheit kann aber das Darmvenenblut eben nur der reichlichen Beimengung resor-

birter fremder Stoffe verdanken. Wie namentlich der Zucker und die Peptone in der Leber umgewandelt werden, ist schon in einem früheren Abschnitte erörtert. Es kann hiernach gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Zucker und die Peptone ausschliesslich durch die Blutcapillaren resorbirt werden.

Zur Lymphgefässresorption dient ein eigens eingerichteter Apparat, dessen Hauptbestandtheil die sogenannten Darmzotten bilden. Dies sind dicht gedrängt stehende fadenartige Ausstülpungen der Dünndarmschleimhaut. Ihnen verdankt dieselbe, wenn man sie, gut gewaschen, unter Wasser betrachtet, ein sammtartiges Ansehen. Jede Zotte hat unter dem Epithel eine Lage der Länge nach verlaufender glatten Muskelfasern. In der Axe jeder Zotte liegt der Anfang eines Chylusgefässes — so nennt man die Lymphgefässe des Darmkanales. Das centrale Chylusgefäss der Zotte ist umsponnen von einem Netze feinster Blutgefässe. Die ganze Einrichtung zielt vor Allem ganz offenbar auf eine Vervielfältigung der Oberfläche ab. Dass aber die Zotten auch einen activ wirksamen Mechanismus enthalten, um Bestandtheile des Darminhaltes ins Innere der Chylusgefässe zu befördern, wird durch die Thatsache bewiesen, dass sogar jene feinen Fetttröpfchen, die durch die emulgirende Wirkung der Galle und des pankreatischen Saftes gebildet sind, in die Chylusgefässe einwandern. Diese Thatsache ist schon seit längerer Zeit Gegenstand vielfacher mikroskopischen Forschungen gewesen, und man hat beobachtet, dass Fetttröpfchen oder Fettstäubchen zunächst in das Protoplasma der Epithelzellen und von da in das Gewebe der Zotte und schliesslich in das Lumen des centralen Chylusgefässes eindringen. Diese Einwanderung ist bei sehr fettreicher Nahrung so massenhaft, dass die ganzen Chylusgefässe mit einem milchig-weissen Inhalte strotzend gefüllt sind. Man sieht sie bei einem in voller Fettverdauung geschlachteten Thiere wie milchweisse Fäden neben den Blutgefässen des Mesenteriums hinziehen. Ja es kann in solchen Fällen das ganze Blutserum ein milchig getrübtes Aussehen annehmen (siehe S. 246).

Im Ganzen scheint diese Resorption des Fettes im blos emulgirten Zustande über die der verseiften Fettsäuren quantitativ bedeutend im Uebergewichte zu sein. Wenigstens hat man bei Hunden von der in den Magen gebrachten Fettmenge annähernd zwei Drittel im Chylus des Milchbrustganges nachweisen können.

Verschiedene Histiologen haben über die Einwanderung des Fettes in die Chylusgefässe Hypothesen aufgestellt, von denen indessen keine eine befriedigende mechanische Erklärung in Aussicht stellt. Die Vermuthung liegt nahe, dass bei der Fettresorption das

Protoplasma der Epithelzellen eine active Rolle spielt. Man könnte etwa sagen, die Epithelzellen fressen die Fettkügelchen in ähnlicher Weise, wie einzellige Infusorien kleine Körnchen fressen, und geben sie auf der anderen Seite wieder von sich. Einige Forscher behaupten, gesehen zu haben, dass die Epithelzellen an ihrer Oberfläche Fortsätze ausstrecken, mit denen sie die Fettkügelchen ergreifen und ins Innere der Zelle hineinziehen.

Ein mechanisches Förderungsmittel der Resorption kann man im Bau der Zotten durch folgende Betrachtung sehen. Nehmen wir das centrale Chylusgefäss auf irgend eine Weise gefüllt an, und zieht sich alsdann die Muskelschicht zusammen, so wird der Inhalt des Chylusgefässanfanges in der Richtung nach dem *ductus thoracicus* hin ausgepresst werden. Zugleich aber wird auch der Inhalt der Blutgefässe entweichen. Indem sich nun diese von den Arterien her unter hohem Druck wieder füllen, wird sich das ganze Netz gleichsam erigiren und dadurch eine Art Saugwirkung zum Innern der Zotte ausgeübt werden. Das Chylusgefäss kann sich natürlich wegen der Klappen nicht von den Stämmen, sondern nur vom Darminhalt her wieder anfüllen.

Wenn sogar Fettkügelchen in die Chylusgefässe eindringen können, dann werden die noch viel feiner vertheilten Eiweisspartikelchen gewiss auch nicht von der Resorption ausgeschlossen sein, so schwer auch sonst gelöstes eigentliches Eiweiss durch Membranen filtrirt und diffundirt. Es ist auch der positive Nachweis geliefert, dass echte Eiweisskörper — nicht blos die durch die Wirkung der Verdauungsfermente aus ihnen hervorgehenden Spaltungsproducte (Peptone) — vom Darmkanal aus resorbirt werden können. Man hat nämlich Eiweisslösungen in gut ausgewaschene abgebundene Dünndarmschlingen lebender Thiere eingebracht und hat sie daraus durch Resorption verschwinden sehen, obwohl keinerlei auf Eiweiss wirkendes Ferment zugegen war. Am leichtesten wurde Acidalbumin aufgenommen, weniger leicht durch Hitze gerinnbares Hühnereiweiss. Die Resorption des letzteren scheint durch Anwesenheit von Kochsalz gefördert zu werden, was einen Fingerzeig für die diätetische Wichtigkeit dieses Körpers abgiebt. Bei diesen Versuchen ist allerdings nicht entschieden, ob die Eiweisskörper durch die Venen oder die Chylusgefässe aufgenommen werden.

Höchst wichtige und für manche Fragen definitiv entscheidende Beobachtungen sind erst vor Kurzem an einer Lymphfistel eines Menschen gemacht, aus welcher fast die ganze gebildete Darmlymphe ausfloss — in der Verdauungsperiode durchschnittlich etwa 140^{gr} per Stunde. Zu Zeiten von Fettverdauung war sie milchig

und führte über 4 % Fett. Wurden grosse Mengen freier Fettsäuren einverleibt, so erschien in der Lymphe das Neutralfett der betreffenden Säure, wodurch die schon in früherer Zeit aufgestellte Behauptung bewiesen wird, dass Fettsäuren auf dem Resorptionswege vom Darmraume zu den Lymphgefässen mit Glycerin zu Neutralfetten verbunden werden können. Räthselhaft bleibt hierbei der Ursprung der erforderlichen Glycerinmengen. Zucker fand sich selbst bei reichlichster Zuckernahrung nur spurenweise in der Lymphe. Die Versuche bestätigen also den schon aus anderen Thatsachen gefolgerten Satz, dass der Zucker von den Blutgefässen resorbirt wird. Der Eiweissgehalt der Lymphe stieg nicht merklich durch reichliche Eiweisseinfuhr in den Darmkanal. Dadurch wird die schon sonst begründete Vermuthung bestätigt, dass auch die Verdauungsproducte des Eiweisses wesentlich der Blutgefässresorption anheimfallen.

10. Abschnitt. Der Stoffwechsel und seine Effecte im Ganzen.

1. Capitel. Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben.

In den vorhergehenden Abschnitten haben wir gesehen, wie fortwährend Bestandtheile des menschlichen Körpers zersetzt werden, die Zersetzungsproducte denselben auf verschiedenen Wegen verlassen und wie neu aufgenommene Stoffe an die Stelle der zersetzten treten. Es ist nun von grossem Interesse, diese Einnahmen und Ausgaben des Körpers noch einmal im Ganzen zu überschauen und sie quantitativ zu vergleichen. Es sind offenbar drei Fälle möglich. Es können nämlich 1. die Einnahmen grösser sein als die Ausgaben; 2. die Einnahmen den Ausgaben gleich kommen; oder endlich 3. die Einnahmen kleiner als die Ausgaben sein. Welcher von diesen drei Fällen in Wirklichkeit statthat, kann man ohne weitere Untersuchung der Einnahmen und Ausgaben selbst erfahren. Man braucht nur zu Anfang und zu Ende der gewählten Zeit den Körper zu wägen, denn im ersten Falle muss das Gewicht desselben zu Ende grösser sein als zu Anfang, im zweiten Falle eben so gross, im dritten kleiner.

Um die Einnahmen und Ausgaben selbst zu bestimmen, hat man verschiedene Methoden versucht. Die vollkommenste, welche bis jetzt angewandt wurde, ist die folgende. Ein Mensch hält sich während 24 Stunden oder noch längere Zeit in einem kleinen Zimmerchen auf, durch welches ein Luftstrom gesaugt wird, und es werden folgende Grössen bestimmt: 1. Das Körpergewicht der Versuchsperson vor dem Eintritt und nach dem Austritt aus dem Versuchsraume; 2. qualitativ und quantitativ Alles, was die Versuchsperson in fester und flüssiger Form während der Versuchszeit zu sich nimmt; 3. qualitativ und quantitativ Alles, was die Versuchsperson in fester und flüssiger Form während der Versuchszeit ausscheidet (Ausscheidungen welche nicht zur Erhaltung des Lebens erforderlich sind, als z. B. Ausscheidung von Schweiss, Samen, Milch, Menstrualblut, Eiern sind

übrigens bei derartigen Versuchen bis jetzt noch nicht berücksichtigt); 4. wie viel Kohlensäure und wie viel Wasser die Luft beim Durchströmen durch den Versuchsraum von der Versuchsperson aufgenommen hat. Ob die Menge des Stickstoffes der Luft zu- oder abgenommen hat, kann bei der gegenwärtig angewandten Methode nicht bestimmt werden. Ebensowenig kann die zweifellos stattfindende Abnahme der Sauerstoffmenge in der durchströmenden Luft direct bestimmt werden. Unter der Annahme aber, dass von der Versuchsperson ausser Wasser und Kohlensäure nichts in Gasform ausgeschieden ist und dass ausser Sauerstoff kein anderes Gas absorbirt wurde, kann man die Menge des absorbirten Sauerstoffes berechnen. Die Zulässigkeit dieser Annahme ist oft bestritten worden. Man hat zur Prüfung derselben öfters Versuche angestellt, bei denen ein Thier in einem hermetisch abgesperrten Raume athmete, aus welchem die ausgehauchte Kohlensäure absorbirt und in welchen eine dem verbrauchten entsprechende Menge reines Sauerstoffes eingeführt wurde. Bei diesen Versuchen wollen verschiedene Autoren eine Ausgabe gasförmiges Stickstoffes seitens des Thieres beobachtet haben. Je mehr man aber in allerneuester Zeit die Methoden verfeinert hat, desto kleiner erschien die Stickstoffvermehrung im abgesperrten Raume. Man hat also Grund, zu vermuthen, dass der Anschein einer Ausgabe gasförmiges Stickstoffes nur durch Beobachtungsfehler bedingt war. Die Annahme, dass gasförmig blos Kohlensäure und Wasser aus dem Thierkörper ausscheidet, hat demnach eine an Gewissheit grenzende Wahrscheinlichkeit. Ueberdies ist die Abspaltung von freiem Stickstoff bei den im Thierkörper verlaufenden Processen von vornherein sehr unwahrscheinlich. Es muss nun offenbar das anfängliche Körpergewicht vermehrt um die Summe aller Einnahmen und vermindert um die Summe aller Ausgaben das schliessliche Körpergewicht geben. In dieser Gleichung ist aber der bei den Einnahmen als Summand vorkommende absorbirte Sauerstoff unter den gemachten Voraussetzungen die einzige unbekannte Grösse, die also folgendermaassen zu berechnen ist: Das Körpergewicht zu Anfang sei Ka zu Ende Ke, die sämmtlichen direct gewogenen (festen und flüssigen) Einnahmen seien mit E, die sämmtlichen direct gewogenen festen, flüssigen und gasförmigen Ausgaben mit A bezeichnet, endlich die gesuchte Menge des absorbirten Sauerstoffes mit O, dann hat man offenbar

$$Ka + (E + O) - A = Ke \text{ und daraus } O = Ke + A - Ka - E.$$

Hat man den einzigen direct nicht bestimmbaren Einnahmeposten auf diese Weise ermittelt, so kann man den ganzen Stoffwechsel der Versuchsperson während der Versuchszeit darstellen.

Die nachstehende Tabelle giebt die so gewonnene Uebersicht

der Ein- und Ausgaben eines normal ernährten Mannes, welcher während der Versuchszeit keine anstrengende Muskelarbeit verrichtete, und dessen Anfangsgewicht 69,290, dessen Endgewicht 69,550 Kilo betrug. Alle Zahlen bedeuten Gramme.

In 24 h							
Einnahmen		Wasser	C	H	N	O	Asche
Fleisch und Eiweiss	181,2	111,7	37,3	5,0	9,85	14,9	3,5
Brot	450,0	208,6	109,6	15,6	5,77	100,5	9,9
Milch	500,0	435,4	35,2	5,6	3,15	17,0	3,6
Bier	1025,0	961,2	25,6	4,3	0,67	30,6	2,7
Fett	100,0	2,1	75,5	11,4	0,03	10,9	—
Kohlehydrate . .	87,0	11,0	33,3	5,0	—	37,7	—
Salz	4,2	—	—	—	—	—	4,2
Wasser	286,3	286,3	—	—	—	—	—
O aus der Luft . .	709,0	—	—	—	—	709,0	—
	3342,7	2016,3	315,5	46,9	19,47	920,6	23,9
		= 224,0 H		224,0		1792,3	
		1792,3 O		270,9		2712,9	
Ausgaben							
Harn	1343,1	1278,6	12,6	2,75	17,35	13,71	18,1
Koth	114,8	82,9	14,5	2,17	2,12	7,19	5,9
Respiration . . .	1739,7	828,0	248,6	—	—	663,10	—
	3197,6	2189,5	275,7	4,92	19,47	684,00	24,0
		= 243,3 H		243,30		1946,20	
		1946,2 O		248,22		2630,20	
Differenz	+ 145,1		+ 39,8	+22,7	0,00	+ 82,7	—0,1

Die erste Spalte giebt neben den Benennungen die rohen Gewichte der bezeichneten eingenommenen und ausgegebenen Körper in Grammen. Die unterste, als Differenz bezeichnete Zahl + 145,1 der Spalte giebt den Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben, welcher als Ueberschuss des schliesslichen Körpergewichtes über das anfängliche Körpergewicht direct beobachtet worden ist. Die zweite Spalte giebt den Wassergehalt der einzelnen Einnahme- und Ausgabeposten, welcher in kleinen Proben derselben bestimmt werden kann. Die Differenz der Zahlen der ersten und zweiten Spalte giebt also den Gehalt der betreffenden Körper an festem Rückstande, nur beim Ausgabeposten „Respiration“ ist diese Differenz die gasförmig ausgeschiedene Kohlensäure. Diese Differenz ist nun, nach Massgabe von Elementaranalysen der einzelnen Körper, auf die folgenden fünf Spalten vertheilt, deren Ueberschriften Kohlenstoff (C), Wasserstoff (H), Stickstoff (N), Sauerstoff (O) und Asche sind. Auf den kleinen Schwefel- und Phosphorgehalt mancher Körper ist nicht besondere Rücksicht genommen. In der zweiten Spalte sind noch umrahmt die Wasserstoff- und Sauerstoffmengen angegeben, aus welchen das gesammte eingenommene und das gesammte ausgegebene Wasser besteht. Diese

Zahlen sind dann in die Elementarspalten H und O unter den Summenzahlen eingetragen und unter einem Strich noch die Gesammtsummen der betreffenden Spalten angegeben. Man muss also bei Berücksichtigung dieser Zahlen von der mit „Wasser“ überschriebenen Spalte absehen.

Es ist gut hier ausdrücklich zu bemerken, dass schon lange vor Ausbildung der soeben in ihren Grundzügen geschilderten sehr mühevollen kostspieligen Methode Stoffwechselgleichungen aufgestellt waren, die ein ebenso vollständiges und getreues Bild von der Haushaltsbilanz eines menschlichen Körpers geben, wie die mitgetheilte Tabelle. In der That lehrt ja die Vergleichung der festen und flüssigen Einnahmen mit den festen und flüssigen Ausgaben schon genügend, wie viel Kohlehydrate, Fette und Eiweisskörper vollständig verbrannt sein müssen und es lässt sich also genau berechnen, wie viel Kohlensäure und Wasser gebildet sein und wie viel Sauerstoff verbraucht sein muss.

Beim Ueberblicken der Tabelle fällt sogleich in die Augen und verdient ausdrücklich hervorgehoben zu werden, dass die Menge des als solches in Harn, Koth, Re- und Perspiration ausgegebenen Wassers grösser ist als die ganze eingeführte Wassermenge. Dieser Ueberschuss von ausgegebenem Wasser (Tabelle 173^{gr}) ist durch Verbrennung von Wasserstoff, der ursprünglich in festen Bestandtheilen der Einnahmen enthalten war, innerhalb des Körpers entstanden.

Es ist von grossem Interesse, mit der vorstehenden mehr individuellen Haushaltsbilanz diejenigen ganzer Bevölkerungen zu vergleichen. Natürlich kann hier nicht von einer genauen Aufzählung der Ausgaben die Rede sein. Da aber im Grossen und Ganzen die Ausgaben den Einnahmen gleich sind, so kann man sich mit der Ermittelung der Einnahmen begnügen. Diese lässt sich aber für städtische Bevölkerungen durch statistische Erhebungen über die Versteuerung der Nahrungsmittel mit einiger Genauigkeit bewerkstelligen. In der nachstehenden Tabelle ist eine Uebersicht über die Ernährung der Bevölkerungen von München, London und Paris nach solchen Erhebungen gegeben.

Täglicher Nahrungsverbrauch in verschiedenen Städten per Kopf.

	München			Paris			London		
	Grm.	N	C	Grm.	N	C	Grm.	N	C
Fleisch . .	222	7,55	27,79	207	7,04	25,92	250	8,50	31,30
Wild . .	2	0,07	0,25	27	0,92	3,38	9	0,31	1,13
Geflügel .	5,8	0,20	0,73						
Fische . .	2,3	0,06	0,29	33	0,94	4,23	100	2,84	12,83
Eier . .	16	0,37	0,18	18	0,41	3,59	10	0,23	11,99
Milch . .	562	3,54	39,62	257	1,52	18,12	107	0,67	7,54
Butter . .	4,5	0,00	3,30	27	0,03	19,83	21	0,02	15,42

Schmalz .	14	.	10,71	—	—	—	—	—	—
Fett. . .	10	.	7,65	—	—	—	—	—	—
Käse . .	12	0,46	3,43	9	9,35	2,57	16	0,62	4,57
Brot . .	519	6,64	126,48	450	5,76	109,66	450	5,76	109,66
Kartoffeln .	66	0,13	4,75	470	1,13	21,37	380	0,92	17,28
Gemüse .	31	0,07	1,41						
Früchte .	34	0,02	1,81	320	0,22	17,02	104	0,07	5,54
Bier . . .	1526	0,99	38,04	70	0,04	1,74	431	0,28	10,74
Zucker . .	20	.	8,42	26	.	15,16	30	.	12,23
Summa Gr.	3046,6	20,10	274,86	1924	18,36	242,59	1908	20,22	240,23

Es ist auffällig, wie nahe die Kohlenstoff- und Stickstoffeinnahmen der unter so verschiedenen Bedingungen lebenden Bevölkerungen der drei Städte übereinstimmen. Und es ist zweitens auffällig, dass die überhaupt vergleichbaren Zahlen der letzten Tabelle sehr nahe kommen den entsprechenden Zahlen der ersten Tabelle S. 399. Wir können daher in dieser wirklich sehr annähernd ein Bild der durchschnittlichen Haushaltsbilanz eines normal ernährten Menschen erkennen.

Man hat sich vielfach bemüht, dasjenige Maass des Stoffverbrauchs festzustellen, welches absolut erforderlich ist, um die Functionen in normalem Gange zu erhalten. Hauptsächlich hat man zu dem fraglichen Zwecke die Ausscheidungen von hungernden Thieren beobachtet, um so zu erfahren, wie viel von den verschiedenen Körperbestandtheilen zum Zwecke der Lebenserhaltung verbraucht werde. Man könnte alsdann etwa annehmen, dass ein genauer Ersatz dieser Ausgaben eine ausreichende Ernährung bilden müsse und dass eine Mehraufnahme von Nahrung ein „Luxus“ sei. Nun zeigt sich aber, dass die Ausgaben hungernder Thiere sehr verschieden gross sind je nach dem Maasse der vorangegangenen Ernährung. War diese reichlich, so sind am ersten Hungertage die Ausscheidungen reichlich und umgekehrt. Die Ausscheidungen nehmen dann bei fortgesetztem Hunger von Tag zu Tag ab. Zugleich nimmt aber die Leistungsfähigkeit und wohl auch die Widerstandsfähigkeit gegen Schädlichkeiten stetig ab, und es lässt sich gar nicht sagen, in welchem Augenblicke dieselben noch eben normal sind. Auch ist direct erwiesen, dass ein Thier nicht auf die Dauer erhalten werden kann mit einer Fütterung, die nach den verringerten Ausgaben in späteren Stadien des Hungers bemessen ist.

Immerhin hat es grosses Interesse, die Haushaltsbilanz eines hungernden Körpers kennen zu lernen. Nachstehend ist eine solche nach demselben Schema wie die Tabelle oben (siehe S. 399) gegeben. Sie bezieht sich auf dieselbe Versuchsperson wie jene.

Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben eines zu Anfang des Versuches 71090 gr schweren hungernden Mannes während 12 Stunden von $^1/_2 8^h$ a. m. bis $^1/_2 8^h$ p. m.

Einnahmen.

		Wasser	C	H	N	O	Asche
Fleischextract . .	4,7	1,49	0,92	0,18	0,44	0,76	0,90
Salz	6,4	0,12	—	—	—	—	6,28
Trinkwasser . . .	524,3	524,10	—	—	—	—	0,21
Sauerstoff a. d. Luft	450,3	—	—	—	—	450,30	—
	985,7	525,71	0,92	0,18	0,44	451,06	7,39
		= 58,41 H		58,41		467,30	
		467,30 O		58,59		918,36	

Ausgaben.

		Wasser	C	H	N	O	Asche
Harn	854,9	825,0	4,25	1,10	7,42	4,0	13,2
Respiration . . .	870,2	443,6	116,30	—	—	310,3	—
	1725,1	1268,6	120,55	1,10	7,42	314,3	13,2
		140,9 H		140,90		1127,7	
		1127,7 O		142,00		1442,0	
Differenz . . .	—739,4	—	—119,63	—83,41	—6,98	—523,6	—5,81

Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben derselben Versuchsperson während der nachfolgenden Nacht $^1/_2 8^h$ p. m. bis $^1/_2 8^h$ a. m.

Einnahmen.

		Wasser	C	H	N	Q	Asche
Fleischextract . .	7,8	2,48	1,52	0,31	0,74	1,26	7,50
Kochsalz	8,7	0,15	—	—	—	—	8,55
Trinkwasser . . .	502,9	502,70	—	—	—	—	0,20
Sauerstoff a. d. Luft	329,6	—	—	—	—	329,60	—
	849,0	505,37	1,52	0,31	0,74	330,86	10,25
		56,14 H		56,14		449,19	
		449,19 O		56,45		780,05	

Ausgaben.

		Wasser	C	H	N	O	Asche
Harn	342,6	322,5	4,00	0,90	5,09	3,60	6,50
Respiration . . .	697,0	385,3	85,00	—	—	226,70	—
	1039,6	707,8	89,00	0,90	5,09	230,30	6,50
		78,6 H		78,60		629,20	
		629,2 O		79,50		859,50	
Differenz . . .	—190,6	—	—88,48	—23,05	—4,35	—79,45	+3,75

Körpergewicht zu Ende des Versuchs 70160 gr.

Bei der Vergleichung der vorstehenden Tabelle mit der Seite 399 gegebenen fällt ein Umstand sehr ins Auge, dass nämlich die Stickstoffausgabe durch den Hunger bedeutend mehr reducirt wird als die Kohlenstoffausgabe. Die Stickstoffausgabe am Hungertage ist nämlich

(7,42 + 5,09) = 12,51 gr, also 64 % von der in 24 h mit normaler Ernährung gemachten, welche sich = 19,47 gr ergeben hatte. Die Kohlenstoffausgabe betrug am Hungertage (120,55 + 89,00 =) 209,45, das ist 76 % von der Kohlenstoffausgabe am Tage normaler Ernährung, welche = 275,70 gr gewesen war. Diese Thatsache deutet darauf hin, dass zu den Functionen, welche auch bei Hunger nicht eingestellt werden können, mehr stickstofffreie als stickstoffhaltige Verbindungen verbraucht werden. An einem zweiten Hungertage würde dieser Unterschied wohl noch grösser geworden sein.

Die Minderung der Stickstoffausscheidung, welche auf Einschränkung der Eiweisszersetzung deutet, ist auch an Thieren bei länger dauernden Hungerperioden beobachtet. Gegen Ende einer solchen zeigt sich dann aber wieder eine Zunahme der Stickstoffausscheidung. Die Erklärung dieser Erscheinung ist einfach. Das hungernde Thier bestreitet sein Bedürfniss an stickstofffreiem Brennmaterial für die Functionen aus seinem Vorrathe an solchem, so lange derselbe reicht und zwar wird zunächst der Vorrath an Glykogen, sodann der Vorrath an Fett verbrannt. Ist dieser vollständig aufgebraucht — was natürlich um so später eintritt, je grösser er ist — dann verschafft sich das Thier das erforderliche stickstofffreie functionelle Brennmaterial durch Spaltung von Eiweisskörpern, daher Vermehrung der Stickstoffausscheidung. Nach diesem Zeitpunkte kann dann aber das Leben nicht mehr lange dauern, es erfolgt rasch der Hungertod. Merkwürdigerweise kann ein Thier bei vollständigem Hunger länger leben als bei Fütterung mit aschenfreien Nahrungsstoffen. Man hat diese anscheinend paradoxe Thatsache dadurch zu erklären versucht, dass durch Verbrennung des in der Nahrung dargereichten Eiweisses freie Schwefelsäure gebildet wird, welche den Geweben ihren nothwendigen Bestand an Alkalien entzieht und so eine schädliche Wirkung ausübt. Controllversuche mit Ernährung durch aschenfreie Nahrung, welcher eine zur Neutralisirung der zu erwartenden Schwefelsäure ausreichende Menge kohlensauren Natrons zugesetzt war, fielen dieser Erklärung günstig aus. So gefütterte Thiere erhielten sich länger am Leben. Es kommt also nicht sowohl auf die Zufuhr der bestimmten Aschenbestandtheile der natürlichen Nahrungsmittel, als vielmehr auf die Neutralisirung der durch Verbrennung des Eiweisses entstehenden Säure an.

Dass zu den lebenswichtigen Functionen grösstentheils stickstofffreies Brennmaterial gebraucht wird, gilt, wie schon anderwärts (siehe S. 32) hervorgehoben wurde, ganz besonders von der Muskelarbeit, die ja auch beim hungernden Menschen nie ganz eingestellt werden kann, vielmehr schon zum Zwecke der Erhaltung der Athmung und

des Blutkreislaufes in gewissem Maasse erforderlich ist. Anschaulich wird dieser Satz durch Vergleichung der nachstehenden Tabelle mit der oben (siehe S. 399) gegebenen.

Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben eines angestrengte Muskelarbeit leistenden Mannes bei mittlerer Kost.

Einnahmen.

		Wasser	C	H	N	O	Asche
Fleisch	128,8	68,6	31,3	4,3	8,50	12,9	3,2
Eiweiss	50,7	41,4	5,0	0,7	1,35	2,0	0,3
Brot	450,0	208,6	109,6	15,6	5,77	100,5	9,9
Milch	500,0	435,4	35,2	5,6	3,15	17,0	3,6
Bier	1025,0	961,2	25,6	4,3	0,67	30,6	2,7
Schmalz	70,0	—	53,5	8,3	—	8,1	—
Butter	30,0	2,1	22,0	3,1	0,03	2,8	—
Stärke	70,0	11,0	26,1	3,9	—	29,0	—
Zucker	17,0	—	7,2	1,1	—	8,7	—
Salz	4,9	—	—	—	—	—	4,9
Wasser	963,2	963,2	—	—	—	—	—
Sauerstoff a. d. Luft	953,9	—	—	—	—	953,9	—
	4263,5	2691,5	315,5	46,9	19,47	1165,5	24,6
		=299,0 H		299,0		2392,5	
		2392,5 O		345,9		3558,0	

Ausgaben.

		Wasser	C	H	N	O	Asche
Harn	1182,8	1116,0	12,4	2,65	17,26	13,32	21,17
Koth	88,0	61,4	12,1	1,80	1,77	6,00	4,90
Respiration . . .	3326,7	2042,5	350,2	—	—	934,00	—
	4597,5	3219,9	374,7	4,45	19,03	953,32	26,07
		=357,7 H		357,70		2862,20	
		2862,2 O		362,15		3815,52	
Differenz	334,0	—	—59,2	—16,2	+0,44	—257,7	—1,47

Die Tabelle bezieht sich wieder auf dieselbe Versuchsperson wie die Tabellen Seite 399 und Seite 402; man sieht, dass dieselbe bei ungefähr gleicher Nahrungsaufnahme bei angestrengter Muskelarbeit während 24 h sogar etwas weniger Stickstoff ausgeschieden hat als am Ruhetage, nämlich an diesem 19,47 gr am Arbeitstage nur 19,03. Dagegen ist am letzteren die Kohlenstoffausscheidung durch die Lungen 350,2 gr, während sie am Ruhetage nur 248,6 gr betrug. Diese Thatsache ist ein Beleg zu der im ersten Abschnitte (siehe S. 32) aufgestellten Lehre, dass bei der Muskelthätigkeit wesentlich stickstofffreie Verbindungen verbrennen.

2. Capitel. Thierische Wärme.

Die Angaben des vorigen Capitels kann man auf folgenden kurzen Ausdruck bringen: In den menschlichen Körper gehen einerseits ein verwickelte Verbindungen von Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff und Sauerstoff, und andererseits freier Sauerstoff durch die Athmung; dieselben Elemente verlassen den Körper wieder in Form verhältnissmässig einfacher Verbindungen hauptsächlich als Kohlensäure, Wasser und Harnstoff. Der absorbirte freie Sauerstoff hat sich also innerhalb des Körpers mit Kohlenstoff und Wasserstoff verbunden, oder es sind die als Nahrungsstoffe eingeführten Verbindungen mit Hilfe des eingeathmeten Sauerstoffes „verbrannt". Es kommen mithin im menschlichen Leibe fortwährend die bekanntlich sehr mächtigen Anziehungskräfte zwischen Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen einerseits und Sauerstoffatomen andererseits zur Wirksamkeit. Die Wirksamkeit von anziehenden Kräften hat aber überall Bewegung zur Folge, wofern nicht andere Kräfte dabei in gleichem Maasse überwunden werden. Nun müssen bei der Verbrennung von Eiweiss, Zucker und dergleichen allerdings andere anziehende Kräfte überwunden werden, indem die zusammengesetzten Moleküle dieser Stoffe dabei gespalten werden. Diese Kräfte sind aber sehr viel kleiner als die zur Wirksamkeit kommenden Anziehungskräfte der Sauerstoffatome, und es muss daher in der That noch ein gewisses Bewegungsquantum entstehen. Wo keine ganz besonderen Veranstaltungen getroffen sind, kommt diese Bewegung als unregelmässiges Erzittern der neu entstehenden Moleküle selbst zum Vorschein. Durch zahllose Anstösse überträgt sich die Bewegung auch auf benachbarte Moleküle, welche am Processe keinen Antheil hatten. Solche unregelmässige Oscillationen der Moleküle nennt man bekanntlich Wärme. Man kann daher das Resultat unserer Betrachtung dahin ausdrücken, dass bei solchen Verbrennungen die entstehenden Producte eine höhere Temperatur haben müssen als die Ingredienzien und auch noch die Temperatur der Umgebung erhöhen können. Dies sehen wir denn auch bei allen derartigen Verbrennungen im freien Feuer wirklich geschehen.

Es lässt sich ferner ohneweiters einsehen, dass einem bestimmten Betrage von Verbrennung unter allen Umständen, wo sonst kein Effect ausgeübt wird, eine ganz bestimmte erzeugte Wärmemenge entsprechen muss. So entsteht bei vollständiger Verbrennung eines Grammes Zucker allemal eine Wärmemenge von etwa 4 Einheiten. Unter einer Wärmeeinheit oder Calorie versteht man bekanntlich die-

jenige Wärmemenge, welche erforderlich ist, um 1^{kgr} Wasser von 0^{0} auf 1^{0} zu erwärmen.*) Ganz dieselbe Wärmemenge muss natürlich auch im menschlichen Körper entstehen, wenn dieselben Verbrennungsprocesse darin stattfinden. Es ist wichtig, zu beachten, dass es bei diesen Betrachtungen lediglich ankommt auf die in den Process eingehenden Körper einerseits und auf die Endproducte andererseits, dass es aber für die im Ganzen zu erzielenden Bewegungseffecte, d. h. Wärmebildung, durchaus gleichgiltig ist, in welchen Zwischenstufen der Process abläuft. Man kann somit auch berechnen, wie viel Wärme im menschlichen oder thierischen Körper bei solchen Processen gebildet werden müsse, die man nicht genau ausserhalb desselben künstlich nachmachen kann. Das Eiweiss z. B. verbrennt im thierischen Körper nicht ganz vollständig, wie es in einer mit Sauerstoff reichlich gespeisten Flamme verbrennt. Es bleibt nämlich, von anderen in unerheblichen Beträgen auftretenden Producten abgesehen, eine Verbindung zurück, die selbst noch weiter verbrennen kann, nämlich der Harnstoff. Es ist bis jetzt der Chemie nicht gelungen, diese Zersetzung des Eiweisses künstlich nachzuahmen. Gleichwohl kann man mit voller Sicherheit berechnen, wie viel Wärme bei der Verbrennung eines Grammes Eiweiss im Säugethierkörper frei wird. Es sei nämlich die bei vollständiger Verbrennung eines Grammes Eiweiss gebildete Wärmemenge $= E$, dann ist diese Grösse nach dem soeben ausgesprochenen Principe gleich der Summe von zwei Summanden, deren erster die bei der unvollständigen Verbrennung bis zur Harnstoffstufe gebildete Wärmemenge misst, und deren zweiter die Wärmemenge darstellt, welche noch bei Verbrennung des von dem Gramm Eiweiss herrührenden Harnstoffrestes gebildet wird; wir wollen sie H nennen. Diese, sowie die Wärmemenge E kann leicht experimentell bestimmt werden. Es lässt sich somit jener erste Summand $= E - H$ berechnen, und er ist die im Säugethierkörper bei jener unvollständigen Verbrennung von 1^{gr} Eiweiss entstehende Wärmemenge. Man hat sie aus Versuchen der angedeuteten Art bestimmt zu etwa 5 Einheiten.

Nach den vorstehend entwickelten Principien ist es ein Leichtes, die in 24 Stunden in einem menschlichen Körper gebildete Wärmemenge zu berechnen, wenn man dessen Stoffwechselgleichung während dieser 24 Stunden kennt. Als Beispiel wählen wir die S. 399 gegebene. Hier sind in 24^{h} vollständig verbrannt zu Kohlensäure und Wasser in runder Zahl 120^{gr} Fett und 263^{gr} Stärkemehl und da-

*) Manche Autoren messen die Wärmemengen mit einer 1000mal kleineren Einheit, dann sind natürlich die entsprechenden Maasszahlen 1000mal grösser.

neben 117^{gr} Eiweiss mit Zurücklassung von etwa 39^{gr} Harnstoff. Nun wissen wir aus Versuchen, dass bei Verbrennung von 1^{gr} Fett in runder Zahl etwa 9,6 Wärmeeinheiten und von 1^{gr} Stärkemehl 4 Wärmeeinheiten gebildet werden, endlich bei der unvollständigen Verbrennung von 1^{gr} Eiweiss 5 Wärmeeinheiten. Die ganze bei jenem Stoffwechsel in 24^{h} gebildete Wärmemenge würde sich also berechnen $= 120 \times 9{,}6 + 263 \times 4 + 117 \times 5$ oder in runder Zahl $= 2800$ Wärmeeinheiten. Beiläufig gesagt wurden die Werthe der Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe bis in die letzte Zeit etwas kleiner veranschlagt.

So sicher auch diese Ableitung a priori ist, so wäre es natürlich doch von grossem Interesse, sie durch eine directe Beobachtung zu bestätigen. Dies ist aber leider bis auf den heutigen Tag noch nicht ausgeführt. Der Plan zu einer solchen Beobachtung ist zwar ganz leicht zu entwerfen. Man hätte nämlich einfach folgende Bestimmungen auszuführen: 1. die Stoffwechselgleichung eines Menschen während 24^{h}; 2. die von ihm während dieser Zeit nach aussen abgegebene Wärmemenge; 3. die Durchschnittstemperatur seines Köpers zu Anfang und zu Ende des Versuches; 4. die durchschnittliche Wärmecapacität der Körpermasse. Fände sich zu Ende des Versuches die Temperatur niedriger als zu Anfang, so wäre die mit der Wärmecapacität des Körpers multiplicirte Differenz von der sub 2 bestimmten, im Ganzen ausgegebene Wärmemengen in Abzug zu bringen, als Wärme, die aus dem anfänglichen Vorrath an solcher bestritten wurde. Im entgegengesetzten Falle wäre ein entsprechendes Product zu der Wärmemenge sub 2 zu addiren, und man hätte in beiden Fällen die gesammte während der 24^{h} im Körper producirte Wärme. In einem wirklichen Falle würde man freilich die Anfangs- und Endtemperatur so nahezu gleich finden, dass man sich die erwähnte Correctur ganz sparen könnte, und die nach aussen abgegebene Wärme wäre dann ohneweiteres gleich der während der Versuchszeit im Körper gebildeten. Diese müsste nothwendig gleich sein der aus der Stoffwechselgleichung in der vorhin angegebenen Weise berechneten Verbrennungswärme. Die wirkliche Bestimmung der abgegebenen Wärme ist aber so überaus schwierig, dass sie — wie gesagt — bis heute noch nie ausgeführt worden ist.

Es liegen einige wenige calorimetrische Versuche an Thieren vor, die sich aber nur über kürzere Zeiträume erstrecken und bei denen nicht die vollständige Stoffwechselgleichung während der Versuchszeit hergestellt werden kann. Nur die absorbirte Sauerstoffmenge und die ausgehauchte Kohlensäure wurden in diesen Versuchen gemessen. Immerhin kann man — freilich nur mit Hilfe mancher

ziemlich willkürlichen Annahmen — auf Grund jener calorimetrischen Versuche an Thieren berechnen, wie viel Wärme etwa ein Mensch von normalem Körpergewicht im Laufe eines Tages abgeben würde. Es ergiebt sich auf diese Weise eine Wärmemenge von 2600 Einheiten. Die nahe Uebereinstimmung dieser Zahl mit der oben berechneten Verbrennungswärme von 2800 Einheiten giebt eine willkommene Bestätigung unserer Betrachtungen ab.

Wenn der Stoffwechsel und mithin die Wärmeproduction während eines längeren Zeitraumes in immer gleichem Schritte fortgeht, so muss nothwendig — die Anfangstemperatur möchte gewesen sein, welche sie wolle — der Körper über kurz oder lang eine constante Temperatur annehmen, die so lange constant bleibt, als einerseits der Stoffwechsel den angenommenen constanten Schritt einhält und als andererseits auch die sämmtlichen Bedingungen der Wärmeabgabe dieselben bleiben. In der That, die Wege und Formen der Wärmeabgabe mögen sein welche sie wollen, immer wird der Satz gelten: der Körper wird in der Zeiteinheit um so mehr Wärme nach aussen abgeben, je höher seine Temperatur ist. Wäre also im Anfang die Temperatur des Körpers so niedrig, dass weniger Wärme in der Zeiteinheit abgegeben würde, als in derselben gebildet wird, so bliebe während der ersten Zeiteinheiten ein Theil derselben im Körper zurück, steigerte die Temperatur desselben und damit den Betrag der Wärmeabgabe, und so würde eben allmählich die Temperatur erreicht, bei welcher gerade so viel Wärme in der Zeiteinheit abgegeben als gebildet wird, und diese Temperatur wird sich dann erhalten. Wäre die Anfangstemperatur höher, so würde in den ersten Zeiteinheiten mehr Wärme abgegeben als gebildet, d. h. also ein gewisses Quantum von Wärme vom ursprünglichen Vorrath des Körpers abgegeben; dadurch würde die Temperatur desselben sinken, bis wieder jene Temperatur erreicht wäre, bei welcher Production und Abgabe einander gerade die Wage halten, und welche sich mithin constant erhält. Beim Menschen im gesunden Zustande beträgt diese Temperatur, von geringen Schwankungen abgesehen, etwa 37° C.

Von einer Temperatur des Körpers zu sprechen, hat man insofern ein Recht, als wirklich im Innern des Körpers überall stets ziemlich gleiche Temperatur herrscht; über die kleinen Unterschiede der Temperaturen verschiedener Körperstellen sind in der pathologischen Literatur mancherlei Angaben zu finden, die für die allgemeinen physiologischen Principien, auf die wir uns hier in kurzer Darstellung beschränken müssen, wenig Interesse bieten. Dass im Innern des Körpers der Wärmevorrath sich annähernd gleichmässig vertheilt, ist offenbar durch den Blutstrom bedingt, der beständig

Wärme von den wärmeren zu den kälteren Stellen hinträgt. Um dies gleichmässig warme Innere bildet nun die Haut eine Schicht, deren Temperatur von innen nach aussen abnimmt.

Die Wärmeabgabe vertheilt sich auf mehrere Posten, die etwa folgendermassen numerisch anzuschlagen sind: 1. Der Mensch nehme während des Tages 1500 ^{gr} Wasser 12^0 C. warm zu sich und ebensoviel an fester Speise von derselben mittleren Temperatur und Wärmecapacität. Um diese Massen bis auf 37^0 C. zu erwärmen — so warm etwa verlassen sie den Körper wieder — bedarf es 70,157 Wärmeeinheiten oder etwa 2,5 % der ganzen disponiblen Summe, die wir oben zu 2800 Wärmeeinheiten angenommen haben. 2. Durch Combination der Bestimmungen der ganzen per Tag ausgehauchten Kohlensäure mit dem durchschnittlichen Kohlensäuregehalt der Ausathmungsluft berechnet sich, dass ein Mensch etwa — jedesfalls nicht mehr als — 16400 ^{gr} Luft in 24 Stunden ein- und aushaucht. Ihre Wärmecapacität entspricht der von 4377 ^{gr} Wasser. Ist die eingeathmete Luft 21^0 warm, so wird sie bis auf 37^0 erwärmt. Die Erwärmung der Respirationsluft kostet also dem Körper bei 21^0 nur 70, bei 0^0 aber 140 Wärmeeinheiten, d. h. 2,5 bis höchstens 5 % der disponiblen Gesammtwärme. 3. Die Luft verlässt die Respirationswege mit mehr Wasserdampf beladen, als sie in dieselben eintrat. Gesetzt, sie wäre ganz trocken eingeathmet, so müsste sie, um bei 37^0 vollständig gesättigt fortzugehen, 0,04 ihres Gewichtes an Wasserdampf mitführen. Zu diesem Ende müssten in 24 Stunden 656 ^{gr} Wasser in Dampf verwandelt werden, das kostet bei 37^0 dem Körper 397 Wärmeeinheiten oder 14,2 % seines ganzen Wärmefonds.

Als Resultat vorstehender Betrachtungen stellt sich also heraus: von der gesammten während 24 Stunden vom Menschen auszugebenden Wärme werden verbraucht:

zur Erwärmung der Ingesta weniger als . . .	2,5 %
zur Erwärmung der Respirationsluft weniger als	5,0 %
zur Lungenverdunstung weniger als	14,2 %
Summa weniger als	21,7 %

Es bleiben also mehr als 78,3 % der gesammten Wärme, d. h. mehr als 2192 Wärmeeinheiten zu verausgaben auf anderem Wege. In der Regel wird diese Verausgabung geschehen durch Wasserverdunstung von der Hautoberfläche und durch directe Ableitung und Ausstrahlung von Wärme in die umgebenden kälteren Medien. Was zunächst diese letztere betrifft, so wird dieselbe in erster Linie proportional sein der Differenz zwischen der Hauttemperatur und der Temperatur des umgebenden Mediums, kann aber dann auch noch von ver-

schiedenen anderen Umständen (Ausstrahlungscoëfficienten und Leitungsgüte) abhängen.

Die vorhin gemachte Voraussetzung, dass sowohl die Wärmebildung in jeder Zeiteinheit, als auch die Wärmeableitungsbedingungen durchaus constant seien, trifft in der Wirklichkeit keineswegs zu. Es würde nun, wenn keine besonderen Veranstaltungen getroffen wären, jede Aenderung des einen oder des anderen Umstandes eine Aenderung der Körpertemperatur zur Folge haben. Da wir aber factisch die Temperatur des menschlichen Körpers sich fast genau constant auf 37° erhalten sehen trotz sehr bedeutender Aenderungen im Gange des Stoffwechsels einerseits und der Wärmeableitungsbedingungen andererseits, so müssen wir nach besonderen Veranstaltungen suchen, welche Wärmeableitung und Wärmebildung bei der constanten Temperatur von 37° einander anpassen. Die wichtigste Veranstaltung zu diesem Zwecke ist offenbar die Möglichkeit, die Blutfülle und den Durchfeuchtungsgrad der äusseren Haut zu verändern. Wie hierin das Mittel gegeben ist, unter veränderten Bedingungen die Körpertemperatur constant zu halten, mögen einige Beispiele ersichtlich machen. Nehmen wir an, dass bei einer niedrigen Lufttemperatur Wärmebildung und Wärmeabgabe bei einem Menschen im Gleichgewicht gewesen wäre und dass sich derselbe nun plötzlich in einen Raum begebe, in welchem die Luft bedeutend wärmer ist. Offenbar wird an diese wärmere Luft nun nicht mehr so viel Wärme in jeder Zeiteinheit abgegeben werden können als an die kältere Luft vorhin, d. h. also nicht so viel, als in der Zeiteinheit producirt wird. Die Körpertemperatur müsste also steigen. Sofort aber wird jetzt durch einen besonderen nervösen Mechanismus, dessen allgemeine Einrichtungen wir im 5. Capitel des ersten Abschnittes vom zweiten Theile kennen gelernt haben, der Blutstrom in den Hautgefässen vermehrt, dadurch wird die Temperatur der Oberfläche gesteigert und folglich der Wärmeabfluss befördert. So kann es kommen, dass trotz der wärmeren Umgebung doch die gleiche Wärmemenge abgegeben und somit eine Erhöhung der Temperatur im Innern des Körpers verhütet wird. Wenn dies Mittel noch nicht zureicht, fängt die Haut an zu schwitzen. Dadurch wird Gelegenheit zu reichlicherer Wasserverdunstung geboten, die wiederum die Wärmeentziehung vermehrt. Ganz dasselbe geschieht, wenn ohne oder mit gleichzeitiger Erhöhung der Temperatur der Umgebung die Wärmebildung gesteigert wird, wie das zum Beispiel bei angestrengter Muskelarbeit der Fall ist. Das Umgekehrte, nämlich Erbleichen und Trockenwerden der Haut, tritt ein, wenn wir in ein kälteres Medium gehen, resp. in ein Medium, das vermöge seiner grösseren Wärmeleitungsfähigkeit und

Wärmecapacität auch unter gleichen Temperaturverhältnissen dem Körper mehr Wärme in der Zeiteinheit entziehen kann, z. B. wenn wir den Körper in Wasser eintauchen. Ebenso geht es, wenn durch Beschränkung des Stoffwechsels die Wärmebildung unter das bisherige Mass sinkt.

Ein weiteres Mittel, bei ungünstigeren äusseren Ableitungsbedingungen doch die ganze gebildete Wärme aus dem Körper zu schaffen, besteht in der Steigerung der Athmungsfrequenz, wodurch die zur Erwärmung der Athmungsluft und Lungenverdunstung verwendete Wärme vermehrt wird.

Die vorstehend besprochenen Einrichtungen haben den Zweck, die Wärmeabgabe dem jeweiligen Bedürfnisse anzupassen. Denkbar wäre offenbar, dass andererseits Einrichtungen beständen, welche die Wärmebildung beeinflussen und sie steigern, wenn viel — sie herabsetzen, wenn wenig Wärme abgegeben wird. Solche Einrichtungen müssten natürlich in nervösen Mechanismen bestehen, die den Stoffwechsel anfachen oder beschränken könnten. Da von allen Geweben des Körpers das Muskelgewebe am augenscheinlichsten dem Nervensystem unterworfen ist, so hätte man wohl in ihm am ersten den Ort zu suchen, wo durch Nerveneinfluss der Stoffwechsel vermehrt oder vermindert werden könnte. Diese Annahme hätte auch noch das für sich, dass gerade das Muskelgewebe massenhaft vorhanden und ohne Zweifel überhaupt der wichtigste Verbrennungsherd ist. Man hat nun in der That diese Annahme durch Beobachtungen zu stützen gesucht, nach welchen bei Reizung der Haut durch kalte Bäder oder auf andere Weise herbeigeführte Hautabkühlung die Kohlensäureausathmung gesteigert wird. Genaue Untersuchung dieser Erscheinung hat indessen gelehrt, dass eine Vermehrung der Kohlensäureausathmung in solchen Fällen nur dann statt hat, wenn sichtbare Muskelzusammenziehungen ausgelöst werden, wie Zittern und dergleichen. Eine reflectorische Steigerung der chemischen Processe ohne mechanischen Effect, die man wohl vermuthet hat, scheint also nicht im Muskelgewebe vorzukommen.

Die Wirksamkeit dieser verschiedenen factischen und hypothetischen Einrichtungen zur Erhaltung der constanten Temperatur hat selbstverständlich ihre Grenzen, selbst im gesundesten Körper. Wenn das äussere Medium gar zu kalt wird, so sinkt die Temperatur merklich, und ebenso steigt sie im entgegengesetzten Falle oder auch bei sehr gesteigerter Wärmeproduction, z. B. bei sehr heftiger Muskelanstrengung. Die Erhöhung der Temperatur kann bei Muskelanstrengung bis nahezu einen Grad betragen. Viel bedeutender sind die Steigerungen, welche die Körpertemperatur bei dem unter dem

Namen des Fiebers bekannten pathologischen Zustande erfahren kann, obwohl hier die Wärmeproduction wohl selten den Betrag erreichen dürfte wie bei angestrengter Muskelarbeit. Es müssen also wohl beim Fieber die Mechanismen gestört sein, deren Thätigkeit den Wärmeabfluss der Wärmeproduction anpasst.

Vergleicht man die Wärmebildung in verschiedenen thierischen Individuen gleicher Gestalt, so ist von vornherein klar, dass, wenn dieselbe Körpertemperatur aufrecht erhalten werden soll, das kleinere Thier verhältnissmässig (pro Gewichtseinheit) mehr Wärme bilden muss als das grössere. Der Wärmeverlust hängt ja, da er zum weitaus grössten Theile durch die Hautoberfläche stattfindet, von der Grösse dieser Oberfläche ab. Nun wächst aber bei gleicher Form die Grösse der Oberfläche mit der 2. Potenz, das Körpervolum und mithin das Körpergewicht mit der 3. Potenz der linearen Abmessungen. Beim kleineren Thier kommt also auf die Gewichtseinheit mehr Oberfläche und folglich mehr Wärmeverlust in der Zeiteinheit als beim grösseren Thiere. Für eine bestimmte Thierspecies ist es daher eine annähernd constante Zahl, welche angiebt, wieviel Wärme ein beliebig grosses Individuum der Species für jede Flächeneinheit in der Zeiteinheit verliert und folglich bilden muss. Für den menschlichen Körper berechnet sich diese Zahl der obigen Angaben entsprechend zu rund 1500 cal., d. h. ein menschlicher Körper — gross oder klein — muss für jedes $1\ {}_{m}^{2}$ seiner Oberfläche in 24^{h} nahezu 1500 Wärmeeinheiten erzeugen.

Wo die rein reflectorischen Mittel der Wärmeregulirung nicht ausreichen würden, treten instinktiv oder mit Ueberlegung gewählte Mittel helfend ein. Vor Allem ist bekannt, dass man bei grosser Kälte instinktiv mehr isst als bei warmer Luft. Ferner gehört hierher die Heizung der Wohnungsräume und die Bekleidung. Diese wirkt der Wärmeabgabe von der Hautoberfläche entgegen, wesentlich dadurch, dass sie dieselbe mit einer stagnirenden Luftschicht umgiebt, die der beste Wärmeisolator ist. Maassgebend für die Hemmung der Wärmeabgabe ist daher weniger der Stoff als das Gefüge des Bekleidungsmaterials. Am wärmsten halten solche Kleider, welche viele kleine Lufträume eingeschlossen enthalten, wie Pelz und Federn.

Unter Vermittlung des Muskelgewebes kann der menschliche Körper, wie an anderen Orten nachgewiesen wurde, äussere Kräfte überwinden oder träge Massen in Bewegung setzen. Sowie dies geschieht, muss weniger Wärme frei werden, als den stattfindenden Verbrennungen entspricht. Die Ueberwindung entgegenstehender Kräfte, z. B. der Schwere beim Steigen, oder die Bewegung von Massen, etwa beim Werfen, kann nur der — freilich mittelbare —

Effect der im Körper zur Wirksamkeit kommenden chemischen Kräfte sein, und es muss alsdann der übrige Effect, nämlich die ungeordnete Molekularbewegung oder Wärme um so viel geringer sein. Dieser Satz lässt sich am besten deutlich machen durch den Vergleich des menschlichen Körpers mit einer Dampfmaschine, der allerdings in manchen anderen wesentlichen Punkten nicht zutreffend ist. Wenn unter dem Kessel einer arbeitenden Dampfmaschine eine gewisse Menge Kohle verbrennt, so wird ebenfalls nicht so viel Wärme durch den Schornstein und andere Abzugswege entweichen, als der Verbrennungswärme der Kohlenmenge entspricht.

Wenn man also die auf Seite 407 aufgezählten Bestimmungen bei einem Menschen ausführte, welcher während der Versuchszeit mit seinen Muskeln äussere Kräfte überwindet oder Massen in Bewegung setzt, so würde die dort aufgestellte Gleichung nicht gelten, d. h. die von ihm ausgegebene Wärmemenge würde sich kleiner finden als die aus dem Betrage des Stoffwechsels berechnete Verbrennungswärme.

Darüber, wann die Muskeln wirklich äussere mechanische Effecte auf Kosten der zu bildenden Wärmemenge hervorbringen, sind die seltsamsten Missverständnisse weit verbreitet, welche ausdrücklich zurückzuweisen nicht überflüssig ist. Wenn die Muskeln blos gespannt und mithin allerdings angestrengt sind, ohne aber die ihrer Spannung Gleichgewicht haltende Kraft zu überwinden, z. B. beim Halten eines Gewichtes mit wagrecht ausgestrecktem Arme, so darf man natürlich nicht erwarten, dass weniger Wärme entwickelt werde, als den Verbrennungen entspricht, denn hier ist ja kein mechanischer Effect in der Aussenwelt erzielt. Wenn aber auch wirkliche Bewegungen mit den Muskeln ausgeführt werden, so wird keineswegs immer in der Aussenwelt etwas geleistet, was als Aequivalent einer bestimmten Wärmemenge anzusehen wäre. Wenn z. B. ein Mensch auf ebenem Boden geht, so muss in seinem Körper dennoch genau eben so viel Wärme frei werden, als den zur Zeit stattfindenden Verbrennungen entspricht (wenigstens so lange, als man von der Ueberwindung des Luftwiderstandes absieht). Die Muskeln überwinden nämlich beim Gehen allerdings in einem Stadium jedes Schrittes die Schwere des Körpers, indem sie den Schwerpunkt etwas erheben, und wenn man diesen Act allein ins Auge fasst, so würde während desselben ein Theil der den Verbrennungen entsprechenden Wärme nicht als solche frei werden. Auf das gedachte folgte aber in jedem Schritte ein zweites Stadium, in welchem der Schwerpunkt des Körpers wieder herabsinkt, und zwar wirken hier wieder der Schwere die Muskelanspannungen entgegen, um einen heftigen Stoss zu ver-

meiden. Diese Spannungen überwinden aber nicht die Schwere, sondern sie werden von ihr überwunden und es muss mithin die Wirkung der Schwere, da sie nicht Beschleunigung der ganzen Masse erzeugt, als Erschütterung der Muskelmoleküle, d. h. als Wärme zum Vorschein kommen. Es muss mit anderen Worten in diesem Stadium des Schrittes mehr Wärme im Körper frei werden, als den Verbrennungen entspricht. Wenn man beim Gehen auf ebenem Boden auf die überwundenen Reibungswiderstände Rücksicht nimmt, dann ergiebt sich allerdings ein gewisser Ausfall an Wärme im Innern des Körpers, aber diese Wärme kommt doch als solche an der Oberfläche des Körpers, wo eben die Reibungen stattfinden, zum Vorschein.

Ganz anders verhält sich die Sache, wenn wir bergauf gehen Da wird im ersten Stadium jedes Schrittes die Schwere in grösserem Maasse überwunden, als im zweiten Stadium Muskelanstrengungen von ihr überwunden werden. Das Endresultat ist auch eine Ueberwindung der Schwerkraft in grossem Maasstabe, indem am Ende der Schwerpunkt bedeutend über dem anfänglichen Niveau liegt, und da dieses Resultat nur die Wirkung der chemischen Kräfte sein kann, so muss ihre übrige Wirkung, nämlich die Molekularbewegung, welche wir Wärme nennen, in entsprechendem Maasse kleiner sein. Es muss mit anderen Worten beim Bergaufsteigen die gesammte im Körper und an seiner Oberfläche durch Reibung erzeugte Wärmemenge kleiner sein, als dem Betrage der während dieser Zeit stattgehabten Verbrennungen entspricht und zwar um 1 cal. für 425^{kgrm} geleistete Arbeit.

Das Umgekehrte findet statt beim Bergabgehen. Da überwiegt die Ueberwindung von Muskelspannung durch die Schwere, und es kommt also zu der durch die Verbrennungen erzeugten Wärme im Ganzen noch eine Wärmemenge, welche durch die Arbeit der Schwere erzeugt ist. Es muss also beim Bergabsteigen mehr Wärme im Körper entstehen als dem Betrage der Verbrennungen entspricht.

Die vorstehenden Erörterungen numerisch zu bestätigen, ist selbstverständlich heutzutage unmöglich, sie ruhen aber so unmittelbar auf den allerfundamentalsten Grundsätzen der Mechanik, dass sie gleichwohl unzweifelhaft feststehen.

Man kann noch die Frage aufwerfen, welcher Bruchtheil von dem gesammten Effect der im menschlichen Körper zur Wirksamkeit kommenden chemischen Anziehungen allerhöchstens zur Ueberwindung äusserer mechanischer Kräfte aufgewendet werden kann. Um die Frage selbst zu beleuchten, sei hier bemerkt, dass in einer möglichst vollkommenen Dampfmaschine etwa $^1/_{12}$ der auf dem Herde zur Wir-

kung kommenden chemischen Anziehung zwischen Kohlenstoff und Sauerstoff auf die eigentliche mechanische Leistung der Maschine verwendet werden kann. Eine genaue Beantwortung unserer Frage ist begreiflicher Weise nicht möglich, doch liegen einige Anhaltspunkte vor, um wenigstens berechtigte Vermuthungen daran zu knüpfen. Die ganze von einem erwachsenen menschlichen Körper während 24 Stunden in ruhendem Zustande erzeugte Wärmemenge schlugen wir oben (siehe S. 407) an zu etwa 2800 Einheiten, davon kämen also auf eine Stunde 117 Einheiten. Nun ist durch Versuche dargethan, dass bei angestrengtem Aufsteigen, wobei die Last des Körpers um etwa 514^{m} in 1 Stunde gehoben wird, die Kohlensäureausscheidung auf den fünffachen Betrag vermehrt wird. Betrachten wir die Kohlensäureausscheidung als Maass für die zur Wirksamkeit kommenden chemischen Kräfte überhaupt, so kämen also in einer Stunde mit angestrengter Muskelarbeit eben fünfmal mehr chemische Kräfte als in einer Stunde der Ruhe zur Wirkung, welche also $5 \times 117 = 585$ Wärmeeinheiten erzeugen könnten. Auf dieselbe Maasseinheit können wir aber mit Hilfe des bekannten mechanischen Aequivalentes der Wärme die mechanische Leistung der Muskeln reduciren. Wir wissen nämlich, dass die Ueberwindung der Schwere von 425^{kgr} durch 1^{m} Höhe dieselbe Kraftwirkung erfordert wie die Erzeugung von einer Wärmeeinheit, oder wie man kurz sagt, dass 425 Kilogrammmeter einer Wärmeeinheit äquivalent sind. Nehmen wir nun das Körpergewicht des Menschen in unserem Falle $= 75^{kgr}$ an, so haben seine Muskeln $75 \times 514 = 38550^{kgrmm}$ Arbeit nach aussen geleistet, welche Leistung also nahezu 91 Wärmeeinheiten äquivalent ist. Dies wäre aber in runder Zahl der sechste Theil der vorhin berechneten Wärmemenge von 585 Einheiten, welche den Gesammteffect der chemischen Kräfte misst. Es ergiebt sich also schliesslich das Resultat, dass von diesem Gesammteffect unter günstigen Umständen etwa $^1/_6$ auf Ueberwindung äusserer mechanischen Kräfte und $^5/_6$ auf Erzeugung von Wärme verwendet wird. Sofern wir also die Ueberwindung äusserer Kräfte als Zweck betrachten, ist der menschliche Körper vortheilhafter eingerichtet als die vollkommensten Dampfmaschinen.

Betrachtet man den isolirten Muskel für sich als Maschine, so kann man ebenfalls die Frage aufwerfen, welcher Bruchtheil der bei seiner Erregung von chemischen Kräften geleisteten Arbeit (siehe S. 36) zu äusseren Wirkungen verwendet werden kann und welcher Bruchtheil zur blossen Wärmeerzeugung dient. Auf diese Frage geben, wenigstens was den Froschmuskel anlangt, myothermische Untersuchungen (siehe S. 36) eine ziemlich exacte Antwort. Man hat

gefunden, dass in den allergünstigsten Fällen etwas über $^1/_4$ der im Muskel von chemischen Kräften geleisteten Arbeit auf den mechanischen Effect verwendet werden kann. In den meisten Fällen aber wird wohl nicht viel mehr als $^1/_5$ jener Arbeit mechanisch wirksam, also nicht viel mehr, als der Gesammtkörper von seiner ganzen chemischen Arbeit mechanisch nutzbar machen kann.

Um jene 91 cal. äquivalente mechanische Arbeit nach aussen zu geben, müssen nach den soeben angeführten Thatsachen die chemischen Anziehungskräfte in den Muskeln eine $5 \times 91 = 455$ cal. äquivalente Arbeit leisten. Es bleibt also von der chemischen Arbeit im Gesammtkörper, die wir äquivalent 585 cal. anschlugen, ein Betrag übrig, welcher $585 - 455 = 130$ cal. äquivalent ist. Hiervon entfällt aber ohne Zweifel auch noch ein grosser Theil auf die Muskeln, denn erstens geht doch auch beim zweckmässigsten Bergsteigen ein merklicher Theil für die Wirkung nach aussen verloren und zweitens arbeiten stets auch noch Muskelgruppen, welche zur Wirkung nach aussen überhaupt nichts beitragen, z. B. das Herz und die Athemmuskulatur. Hieraus ist mit grosser Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass die Muskeln fast ausschliesslich der Schauplatz eigentlicher Arbeit chemischer Anziehungskräfte im thierischen Körper sind, dass mit anderen Worten erst im Muskelgewebe die mächtige Anziehung zwischen Sauerstoff einerseits, Kohlenstoff und Wasserstoff andererseits zur Wirkung kommt, und dass die in anderen Geweben ablaufenden chemischen Processe vorwiegend Spaltungsvorgänge sind, bei denen durchschnittlich ebensoviel chemische Anziehungskraft überwunden, als positiv wirksam wird.

Anhang.

Uebersicht der chemischen Bestandtheile des menschlichen Körpers.

Der menschliche Körper besteht aus 72 % Wasser, 15 ¼ % stickstoffhaltigen organischen Stoffen (5 ½ % Eiweissstoffe, 9 ¾ % Albuminoide), 7 ¾ % stickstofflosen organischen und 5 % anorganischen Verbindungen (Salzen). Es finden sich in ihm 14 chemische Grundstoffe (Elemente): Wasserstoff (H), Sauerstoff (O), Kohlenstoff (C), (Silicium ?) Stickstoff (N), Phosphor (P), Schwefel (S), Chlor (Cl), Fluor (Fl), Natrium (Na), Kalium (Ka), Magnesium (Mg), Calcium (Ca), Mangan (Mn) und Eisen (Fe). — Lithium (Li), Quecksilber (Hg), Blei (Pb), Kupfer (Cu) und Arsen (As) sind nur zufällige Bestandtheile des Körpers.

Im freien Zustand sind von diesen Elementen im Körper nur vorhanden:

1) Der **Sauerstoff** O_2 (Atmosphärsauerstoff), der sich mit Stickstoff gemischt als „Luft" im Respirations- und Digestionstractus, sowie unvermischt im Blute und den Gewebsflüssigkeiten einfach absorbirt (gelöst), oder in lockerer chemischer Bindung findet.

Unter Umständen lässt sich im Körper auch der „aktive Sauerstoff", das **Ozon** $O_3 \left(\begin{smallmatrix} O \\ O - O \end{smallmatrix}\right)$ nachweisen. (Das Oxyhaemoglobin gilt als Ozonerreger und Ozonüberträger.)

Reaktionen auf Ozon: 1) Eine Mischung von Jodkalium und Stärkekleister wird durch Ozon gebläut, da letzteres das J_2 aus seiner Verbindung mit dem Ka auszutreiben vermag. — 2) Eine frische spirituöse Lösung von Guajac-Harz wird durch Ozon ebenfalls gebläut.

2) Der **Stickstoff** N_2 bildet den Hauptbestandteil (79 %) der atmosphärischen Luft, findet sich im Respirations- und Digestionstractus frei vor, im Blut und den Gewebsflüssigkeiten aber im absorbirten Zustande.

3) Der **Wasserstoff** H_2 wird häufig in den Darmgasen gefunden.

Die chemischen Verbindungen, in denen die Elemente des menschlichen Körpers in ihm gefunden werden, sind folgende:

A. anorganische.

Wasser H_2O bildet den Hauptbestandtheil des Menschenkörpers (ca. 72 %), es bildet das Hauptlösungsmittel für alle im Körper cirkulirenden Stoffe, wird in grossen Mengen eingenommen (Getränke, Speisen, Luft) und ausgeschieden (Harn, Ausathmungsluft, Kot, Schweiss, Verdunstung), zu einem kleinen Theil auch bei chemischen Umsetzungen im Körper selbst gebildet.

Salzsäure HCl kommt nur im Magensaft in freiem Zustand vor (ca. 0,1 %).

Reaktionen: 1) Einige Tropfen wässriger verdünnter Methylviolettlösung (wesentlich Penta- und Hexamethylpararosanilin

$$\begin{matrix}(CH_3)_2 \cdot N \cdot C_6H_4 \diagdown \\ (CH_3)_2 \cdot N \cdot C_6H_4 \diagup\end{matrix} C \begin{matrix}\diagup C_6H_4 \cdot NH \cdot (CH_3) \\ \diagdown OH\end{matrix}$$

beziehungsweise deren salzsaure Salze

$$\left(\begin{matrix}(CH_3)_2 \cdot N \cdot C_6H_4 \diagdown \\ (CH_3)_2 \cdot N \cdot C_6H_4 \diagup\end{matrix} C \diagup C_6H_4 \cdot NH(CH_3) \atop \qquad\qquad | \atop \qquad\qquad Cl\right)$$

zu einer 0,1—0,2 % Salzsäurelösung gebracht färben sich blau (bei 0,5 % HCl grün, bei 1 % HCl werden sie entfärbt). Organische Säuren bringen Farbenänderung erst bei grösserer Concentration hervor.

2) Die wässerige hellgelbe Lösung von Tropaeolin Nr. 00 (Diphenylaminazobenzolsulfonsäure $C_6H_5 \cdot NH \cdot C_6H_4 - N{=}N - C_6H_4 - SO_2 \cdot OH$) wird durch Zusatz von 0,02 % Salzsäure rosaroth-braunroth, organische Säuren geben bei geringer Concentration (unter 0,5 %) nur Gelbfärbung.

3) Wenige Tropfen einer Lösung von 2 gr. Phloroglucin [1, 3, 5 Trioxybenzol $C_6H_3(OH)_3$] und 1 gr. Vanillin [1,3,4 Methylprotocatechualdehyd

$$C_6H_3 \begin{matrix} \diagup CHO \\ - O \cdot CH_3 \\ \diagdown OH \end{matrix}$$

] in 20 gr. Alkohol mit wenig sehr verdünnter Salzsäure (von 0,01 % an) verdampft, hinterlassen einen rothen Anflug. Organische Säuren geben diese Reaktion bei keiner Concentration.

4) Congoroth (rothes Congopapier) färbt sich durch 0,05 % HCl dunkelblau (unsichere Reaktion).

Ammoniak NH_3 kommt in den Darmgasen, im Harn, sowie spurenweise in der Ausathmungsluft vor und entweicht in kleinsten Mengen aus dem Blut beim Stehen.

Reaktion: In Nesslers Reagenz (Lösung von Mercurijodid (HgJ_2) und Jodkalium (JK) in überschüssiger Kalilauge) bringen schon kleinste Mengen von NH_3 einen gelben Niederschlag von der

Zusammensetzung NHg_2H_2OJ $\left(\begin{array}{l} \diagup Hg \\ N{=}Hg + H_2O \\ \diagdown J \end{array} \text{ oder } \begin{array}{l} \quad \diagup H \\ \quad \diagup H \\ N - Hg \diagdown \\ \quad \diagdown Hg \diagup O \\ | \\ J \end{array}\right)$ hervor.

Schwefelwasserstoff SH_2 in den Darmgasen.

Reaktion: Beim Durchleiten durch eine Kupfersalzlösung, der man einige Tropfen Salzsäure zugesetzt hat, fällt schwarzes Kupfersulfid (CuS) aus.

Kochsalz (Chlornatrium $NaCl$) ist das verbreitetste Salz im Thierkörper und kommt in allen Gewebsflüssigkeiten vor.

Chlorkalium (KCl) Begleiter des Kochsalzes; die Kalisalze überwiegen die Natronsalze in den Blutkörperchen, den Muskeln, in der Milch (4 : 1) und im Harn.

Chlorammonium (Salmiak NH_4Cl) im Harn.

Chlorcalcium ($CaCl_2$) im Harn und in den Knochen (?), äusserst hygroskopisch.

Fluorcalcium ($CaFl_2$) in den Knochen und im Zahnschmelz.

Phosphate: Mononatriumphosphat („einbasisches —") NaH_2PO_4 sauer reagirend im Harn. — **Dinatriumphosphat** („zweibasisches —") Na_2HPO_4 schwach alkalisch reagirend im Blutplasma. [Trinatriumphosphat (dreibasisches — oder normales —") stark alkalisch reagirend.] Ebenso die entsprechenden Kaliumphosphate allenthalben im Körper verbreitet. — Monocalciumphosphat („einbasisches — oder zweifachsaures —") $Ca(H_2PO_4)_2$ $\left[\begin{array}{l} \quad\ \diagup O{-}Ca{-}O \diagdown \\ O{=}P{-}OH \qquad HO{-}P{=}O \\ \quad\ \diagdown OH \qquad HO \diagup \end{array}\right]$ stark sauer-reagirend. Dicalciumphosphat („zweibasisches — oder einfachsaures —") $CaHPO_4$ $\left[\begin{array}{l} \quad\ \diagup O \diagdown \\ O{=}P{-}O \diagup Ca \\ \quad\ \diagdown OH \end{array}\right]$. **Tricalciumphosphat** („dreibasisches — oder normales —") von Manchen auch ungenau „basisch phosphorsaurer Kalk" genannt, $Ca_3(PO_4)_2$ $\left[\begin{array}{l} \quad\ \diagup O{-}Ca{-}O \diagdown \\ O{=}P{-}O{-}Ca{-}O{-}P{=}O \\ \quad\ \diagdown O{-}Ca{-}O \diagup \end{array}\right]$ bildet einen Hauptbestandtheil der Knochen; im Harnsediment krystallinisch als kleine, amorphe Körnchen, die sich in Essigsäure leicht lösen, gefunden (pathologisch). **Magnesiumphosphat** $Mg_3(PO_4)_2$ ebenfalls in den Knochen; manchmal findet sich in den faeces und in pathologischen Fällen auch im Harn das sogenannte Tripelphosphat, oder phosphorsaure Ammoniak-Magnesia $Mg \cdot NH_4 \cdot PO_4$; $\left[\begin{array}{l} \quad\ \diagup O \diagdown \\ O{=}P{-}O \diagup Mg \\ \quad\ \diagdown O{-}NH_4 \end{array}\right]$ es krystallisirt in Sargdeckelform, in Essigsäure leicht löslich.

Schwefelsaures Natrium Na_2SO_4, **-Kalium** K_2SO_4 und **-Calcium** $CaSO_4$ kommen fast in allen Körperbestandteilen vor; die Schwefelsäure in ihnen ist ein Oxydationsprodukt der schwefelhaltigen Eiweisskörper.

Kieselsäure $Si(OH)_4$ bezw. Orthokieselsäureanhydrid SiO_2 oder Silicate sind vielleicht nur zufällige Bestandtheile der Körpergewebe (Staub, Wasser).

B. organische.

I. **Aus der Fettreihe** (Verbindungen mit „offenen" Kohlenstoffketten).

a) Stickstofffreie:

1) Von den gesättigten Kohlenwasserstoffen C_nH_{2n+2} (Ethane, Aethane oder Paraffine) kommt nur das Anfangsglied

Methan CH_4 (Grubengas) vor (in den Darmgasen); es brennt mit schwachleuchtender gelblicher Flamme.

2) Alkohole, Aldehyde und Ketone.

Die Alkohole enthalten ein- oder mehrmals an C-atome geknüpft die Hydroxylgruppe (—OH), deren Wasserstoffatom am leichtesten durch elektronegative Elemente (z. B. die Halogene) oder Radikale vertretbar ist.

Von den einwerthigen Alkoholen $C_nH_{2n+2}O$ oder $C_nH_{2n+1}OH$ kommt nur das

Cholesterin $C_{26}H_{43}OH + H_2O$ vor, dessen Konstitution unbekannt ist. Es ist ein in weissen rhombischen Plättchen krystallisirender Körper, der in Wasser unlöslich, dagegen löslich ist in heissem Alkohol, Aether, Chloroform u. a. Er findet sich im Blut, in der Nervensubstanz, in der Leber, Galle und im Darminhalt, sowie in sehr vielen pathologischen Produkten.

Nachweis: 1) durch die Form seiner Krystalle und deren Reaktionen; sie färben sich beim Zusatz von conc. H_2SO_4 roth in verschiedenen Tönen, namentlich beim Hinzufügen von etwas Jod.

2) Kleine Mengen von Cholesterin mit einem Tropfen Salpetersäure versetzt, vorsichtig zur Trockne eingedampft, geben einen gelben Fleck, der bei Benetzung mit Ammoniak blutroth wird.

3) Bei Zusatz von Schwefelsäure zu einer Lösung von Cholesterin in Chloroform wird die Flüssigkeit zuerst purpurroth, beim Verdampfen blau und gelb.

Von den mehrwerthigen Alkoholen kommt nur das

Glycerin, der dreiwerthige Alkohol $C_3H_5(OH)_3$ $\left[\begin{array}{l} CH_2-OH \\ | \\ CH\ -OH \\ | \\ CH_2-OH \end{array}\right]$ vor,

und zwar hauptsächlich in seinen Estern, den Fetten; kleine Mengen freien Glycerins werden im Darm durch das fettspaltende Pankreasferment, sowie die Fäulnissbakterien aus seinen Estern abgespalten gefunden.

Zu den Aldehyden ($C_m H_{2m+1} CHO$) und Ketonen ($C_m H_{2m+1} \cdot CO \cdot C_m H_{2m+1}$) beziehungsweise Anhydriden von solchen gehören auch die

Kohlehydrate. Diese sind Verbindungen mit 6 oder einem Vielfachen von sechs Kohlenstoffatomen, in denen das Verhältniss von H zu O dasselbe ist, wie im Wasser; $C_6 H_{12} O_6$ etc. Sie sind Derivate der 6werthigen Grenzalkohole ($C_6 H_{14} O_6$ = Mannit). Man unterscheidet 3 Gruppen von Kohlehydraten: die Glycosen, Saccharosen und Amylacea; für den menschlichen Körper von Wichtigkeit sind folgende (die nicht im Körper selbst gebildeten sind eingeklammert):

Glycosen oder **Monosaccharosen.** $C_6 H_{12} O_6$	Saccharosen oder **Disacchar.** (Biosen). $C_{12} H_{22} O_{11}$	Amylacea oder **Polysaccharosen.** $(C_6 H_{10} O_5)_n$
Dextrose (Traubenzucker, Glucose).	Lactose (Milchzucker).	Glycogen (thierisches Stärkemehl).
Laevulose (Fruchtzucker, Fructose).	Maltose (Malzzucker).	Dextrin.
Galaktose.	[Saccharose (Rohrzucker)].	Thierisches Gummi.
(Inosit siehe Benzolderivate!)		[Amylum (Stärke)].
		[Cellulose].

Der **Traubenzucker** $C_6 H_{12} O_6$ (Glucose), findet sich im Blut (ca. 0,1 %) und anderen Gewebsflüssigkeiten; es ist der Aldehyd des 6werthigen Alkoholes Sorbit („Glucit"), in den er durch Natriumamalgam übergeführt werden kann, und hat folgende Constitution:

CH_2—OH Er dreht die Polarisationsebene des Lichtes nach rechts
CH —OH (+ 58,7° in wasserfreier Lösung gedacht bei + 20° Temp.;
CH —OH in verdünnten Lösungen + 53°), schmeckt weniger süss als
CH —OH Rohrzucker, ist löslich in Wasser und in Alkohol, unlös-
CH —OH lich in Aether, mit Kalk oder Baryt bildet er sogenannte
CH **Saccharate**; am schönsten krystallisirt er mit Kochsalz:
O $2 (C_6 H_{12} O_6) NaCl + H_2O$. Er ist in neuester Zeit auch synthetisch dargestellt.*)

*) Emil Fischer. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 1890. Jahrg. XXIII. Heft 12 (332).

[Bei sehr vorsichtiger Zersetzung von Acroleïnbromid $\left(\begin{array}{l} CH_2-Br \\ | \\ CH\ -Br \\ | \\ CHO \end{array}\right)$ durch kaltes Barytwasser, bei der Behandlung von Glycerose $\left(\begin{array}{lcl} CH_2-OH & & CH_2-OH \\ | & & | \\ CO & \text{und} & CH\ -OH \\ | & & | \\ CH_2-OH & & CHO \end{array}\right)$ mit verdünntem Alkali in der Kälte, und beim Erwärmen einer verdünnten wässerigen Lösung von Formaldehyd (H – CHO) mit Blei und Magnesiumoxyd bildet sich unter anderem ein optisch inaktiver Zucker, die *α*. Acrose (inactive Fructose $\begin{array}{l} OH\quad OH\quad OH\quad OH\qquad\ OH \\ CH_2-CH-CH-CH-CO-CH_2, \end{array}$ stereoisomer mit „Laevulose"). Zunächst gilt es, diesen Zucker reinzugewinnen; das geschieht durch Behandlung mit essigsaurem Phenylhydrazin, wobei sich inaktives Phenylglucosazon $\left(\begin{array}{l} CH_2-OH \\ | \\ (CH\ -OH)_3 \\ | \\ C{=}N-NH\cdot C_6H_5 \\ | \\ HC{=}N-NH\cdot C_6H_5 \end{array}\right)$ bildet, aus dem durch Salzsäure das Phenylhydrazin abgespalten werden kann, indem sich inaktives Glucoson bildet; $\left(\begin{array}{l} OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH \\ CH_2-CH-CH-CH-CO-CHO \end{array}\right)$ aus diesem erhält man durch Reduktion mit Zink und Essigsäure reine i. Fructose oder a. Acrose; um aus der Fructosegruppe in die Glucosegruppe zu gelangen, führt der Weg über die Mannosegruppe. Die i. *α*. Acrose wird durch Reduktion in *α*. Acrit, $\left(\begin{array}{l} OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH \\ CH_2-CH-CH-CH-CH-CH_2 \end{array}\right)$ den 6werthigen Alkohol, der identisch ist mit i. Mannit, verwandelt, und bei dessen Rückoxydation entsteht neben dem Keton (*α*. Acrose siehe oben) auch der Aldehyd, die i. Mannose $\left(\begin{array}{l} OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH \\ CH_2-CH-CH-CH-CH-CHO \end{array}\right.$ „stereoisomer" mit Traubenzucker, d. h. von ihm nur durch die räumliche Anordnung der Atome unterschieden) und aus dieser bei weiterer Oxydation die i. Mannonsäure $\left(\begin{array}{l} OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH\quad\ OH \\ CH_2-CH-CH-CH-CH-COOH \end{array}\right)$. Diese lässt sich aber ähnlich wie die optisch inaktive Traubensäure in Rechts- und Linksweinsäure, in Rechts- und Linksmannonsäure spalten durch (Vergährung mit Schimmelpilzen oder) Behandlung mit Strychnin oder Morphin, indem sich dabei ein schwerlösliches Strychninsalz der Links-Mannonsäure und ein leichter lösliches, also davon trennbares, der Rechts-Mannonsäure bildet (die Morphinsalze verhalten sich umgekehrt). Die Rechts-Mannonsäure lässt sich durch Erhitzen mit Chinolin theilweise in die mit ihr stereoisomere d. Gluconsäure verwandeln (und die Trennung der beiden gelingt durch Bildung des schwer löslichen Brucinsalzes der d. Mannonsäure). Aus der d. Gluconsäure endlich ensteht durch Reduktion Traubenzucker. (Alle Derivate der Rechts-Mannonsäure werden durch vorgesetztes „d" bezeichnet, auch wenn sie linksdrehend sind.)

α. Acrose s. i. Fructose (Darstellung s. oben),

i. Phenylglucosazon (durch Erhitzen mit essigs. Phenylhydrazin),

i. Glucoson (durch Spaltung mit Salzsäure),

reine i. Fructose s. α Acrose (durch Reduktion mit Zink u. Essigsäure),

i. Mannit s. α. Acrit (durch Reduktion mit Natriumamalgam),

i. Mannose (durch Oxydation mit Salpetersäure),

i Mannonsäure (durch Oxydation mit Bromwasser),

l. Mannonsäure, d. Mannonsäure (durch Spaltg. mit Strychnin u. Morphin),

Verbindungen der „l" Reihe,

d. Mannose (d. Reduktion), d. Gluconsäure (d. Erhitzen m. Chinolin),

d. Phenylglucosazon (d. Phenylhydraz), d. **Glucose** (d. nascirender Wasserstoff) Dextrose, Traubenzucker),

d. Glucoson (durch Salzsäure), Isoglucosamin (d. Reduktion) $\left(\begin{array}{l} CH_2 \cdot CH \\ (CH \cdot OH)_3 \\ CO \\ CH_2{-}NH_2 \end{array}\right)$

(durch Redukt.) **d. Fructose** (durch salpetrige Säure), (Fruchtzucker, Laevulose).

Da jetzt auch Zucker mit weniger oder mehr als 6 Kohlenstoffatomen aufgefunden wurden, unterscheidet man Triosen, Tetrosen, Pentosen, Hexosen, Heptosen etc. und darunter die Aldehydartigen als Aldosen, die Ketonartigen als Ketosen].

Reaktionen: 1) Die Probe mit Phenylhydrazin ($NH_2{-}NH{-}C_6H_5$). Man bringt in ein Reagenzglas 2 Messerspitzen salzsaures Phenylhydrazin und 3 Messerspitzen essigsaures Natrium, füllt das Glas zur Hälfte mit Wasser und erwärmt es. Dann setzt man ein gleiches Volumen von der zu untersuchenden Flüssigkeit (z. B. Harn) hinzu, bringt das Glas $^1/_2{}^h$ in ein kochendes Wasserbad. Beim Abkühlen bildet sich ein gelber krystallinischer Niederschlag, Nadeln aus Phenylglucosazon.

$$\begin{array}{l} CH_2{-}OH \\ CH{-}OH \\ CH{-}OH \\ CH{-}OH \\ C{=}N{-}NH \cdot C_6H_5 \\ HC{=}N{-}NH \cdot C_6H_5 \end{array}$$

2) Die Gährungsprobe: Man versetzt die Flüssigkeit mit etwas frischer Hefe, füllt damit ein Reagenzglas oder ein sog. Gährungsröhrchen, lässt das Glas bei ca. 30° stehen, dann entwickeln sich bei Gegenwart von Zucker in der Flüssigkeit Blasen von CO_2, die durch KOH oder $Ba(OH_2)$ zum Verschwinden gebracht werden können; unter dem Einfluss der Hefepilze (saccharomyces cerevisiae und vini) zerfällt die Dextrose nämlich in Alkohol und Kohlensäure $C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2$.

3) Die Reduktionsproben: (auf der Aldehydnatur der Dextrose beruhend.) a) Die Trommersche Probe: die mit Kali- oder Natronlauge stark alkalisch gemachte Flüssigkeit (Harn) wird mit einer 10% Cuprisulfatlösung ($CuSO_4$) versetzt, so lange sich das als hellblauer, flockiger Niederschlag ausfallende $Cu(OH)_2$ beim Umschütteln noch löst; ein sich schon beim Erwärmen (nicht erst beim Kochen) bildender ziegelrother pulvriger Niederschlag von Cuprooxyd (Kupferoxydul) Cu_2O zeigt die Gegenwart von Zucker an. Dieser wird hierbei grösstentheils zu Tartronsäure (Oxymalonsäure $CH(OH)\langle{COOH \atop COOH}$) oxydirt. Eine manchmal bei der Probe auftretende Gelbfärbung ist durch Entstehung von Cuprohydrat (s. Kupferoxydulhydrat) CuOH ($Cu_2(OH)_2$), das eine klare Lösung bildet, bedingt und kann, wenn es sich um Harn handelt, auf einer Reduktion durch Harnsäure, Kreatinin etc. beruhen. Uebrigens fällt das Cu_2O beim Harn erst aus bei einem Zuckergehalt von über 0,5%, denn geringe Mengen Cu_2O vermag der normale Harn vermöge seines Gehaltes an Harnsäure, Kreatinin, Ammoniaksalzen etc. in Lösung zu erhalten; erst wenn durch grösseren Zuckergehalt eine grössere Menge des Kupfersulfates zu Cu_2O reducirt ist, fällt ein Theil des letzteren aus.

Die Probe wird auch mit der sogenannten Fehlingschen Lösung ausgeführt: 1–2 cbcm. einer 2,5% Cuprisulfatlösung werden vermischt mit 2,5 cbcm. einer alkalischen Seignettesalzlösung (10 Theile Kalium-Natriumtartrat $\begin{array}{l}CH(OH)—COO\,Ka\\|\\CH(OH)—COO\,Na\end{array}$ = weinsaures Kali-Natron in 100 Theilen 4% Natronlauge) zum Kochen erhitzt und mit 5 cbcm. ebenfalls zum Kochen erhitzten Harnes nach ca. 20 Sekunden Abkühlung vermischt. — b) Die Wismuthprobe: Man kocht den Harn mit der sogenannten Nylander-Böttgerschen Lösung (4,0 gr. Seignettesalz, 2,0 gr. Bismuthum subnitricum [magister. Bismuthi, basisches Wismuthnitrat $Bi\begin{array}{l}/OH\\—OH\\\backslash O\cdot NO_2\end{array}$] und 100 cbcm. 10% Natronlauge) einige Minuten lang; bei Gegenwart von Zucker scheidet sich

dabei grünschwärzliches „Wismuthoxydul“ (Wismuthsuboxyd Bi_2O_2 [O=Bi—Bi=O]) oder metallisches Wismuth aus.

c) Die Barföd'sche Probe zur Unterscheidung zwischen Dextrose und Maltose (s. unter den Disaccharosen): Traubenzucker reducirt schon ohne Erwärmen aus einer Lösung von essigsaurem Kupfer (Cupriacetat $Cu(C_2H_3O_2)_2$) mit wenig freier Essigsäure Kupferoxydul (Cu_2O), Maltose erst beim Erwärmen.

4) Probe mit Kalilauge (Moore'sche Probe). Beim Kochen mit $^1/_3$ Vol. konzentrirter Kalilauge bräunt sich eine zuckerhaltige Flüssigkeit (Bildung von „Humussubstanzen“); bei 1% kanariengelb, bei 2% bernsteinfarben, bei 5% Rumfarben, bei 7% schwarzbraun).

Der **Fruchtzucker** (Fructose) findet sich im Darm und selten auch bei Diabetes im Harn. Er ist das Keton des Mannit(alkoholes) [$CH_2(OH)—CH(OH)—CH(OH)—CH(OH)—CO—CH_2(OH)$.] Er dreht die Polarisationsebene des Lichtes nach links. (—71,4° bei 20° in 20% Lösung), er gährt langsamer als Dextrose, reducirt alkalische Kupferlösung in gleicher Menge wie Dextrose und bildet dasselbe (Gluc-)-Osazon, wird durch Natriumamalgam in Mannit verwandelt.

Die **Galaktose** spaltet sich beim Kochen mit verdünnten Säuren (neben Dextrose) aus dem Milchzucker ab; sie bildet auch ein Osazon.

Die Disaccharosen $C_{12}H_{22}O_{11}$ sind anhydrische Verknüpfungen zweier Monosaccharosenmoleküle. So zerfällt

Milchzucker (Lactose) $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$ beim Kochen mit verdünnten Säuren in Galaktose und Dextrose. Er ist in der Milch enthalten, schmeckt wenig süss und fühlt sich auf der Zunge sandig an, gährt mit Hefe (alkoholische Milchgährung, Kumysbereitung) nur schwierig, geht leicht in Milchsäuregährung über $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 4\,C_3H_6O_3$, er ist rechtsdrehend, reducirt alkalische Kupferlösung erst beim Kochen. Bildet ein (Phenyl)lactosazon $C_{12}H_{20}O_9 \cdot (N_2HC_6H_5)_2$.

Maltose (Malzzucker) $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$ zerfällt beim Kochen mit verdünnten Säuren in Traubenzucker, entsteht bei der Verdauung der Stärke, dem Traubenzucker sehr ähnlich, auch direkt gährungsfähig, rechtsdrehend (+ 140,6°) reducirt alkalische Kupferlösung nur ca. $^2/_3$ so stark als Dextrose (essigsaure Kupferlösung nur beim Erwärmen). Bildet ein (Phenylmaltosazon $C_{12}H_{20}O_9 \cdot (N_2H \cdot C_6H_5)_2$ Lactose u. Maltose enthalten demnach noch Aldehyd- oder Ketongruppen.

Rohrzucker $C_{12}H_{22}O_{11} = C_{12}H_{14}O_3(OH)_8$ dagegen, der beim Kochen mit verdünnten Säuren in Dextrose und Laevulose (Invertzucker) zerfällt, giebt obige Reaktionen nicht mehr, die anhydrische Verknüpfung der beiden ihn zusammensetzenden Monsaccharosen lässt also die Aldehyd- bezw. Ketongruppe derselben nicht ungeändert. Er ist rechtsdrehend (bei 20° Temp. +64,1°). Mit conc. Schwefelsäure be-

handelt, bildet er Humuskörper. Mit Basen bildet er Saccharate; das zweibasische $C_{12}H_{22}O_{11} \cdot 2\,CaO$ ist eine schön krystallinische Verbindung.

Die Polysaccharosen o. Amylacea $(C_6H_{10}O_5)_n$ sind wahrscheinlich alle aus mehreren anhydrisch verknüpften Mono- und Disaccharosen zusammengesetzt, denn beim Kochen mit verdünnten Säuren zerfallen die meisten in mehrere Kohlehydrate. Aus der Stärke (amylum) entsteht so Maltose und Dextrin. Das Stärkemehl ist übrigens kein chemisches Individuum, sondern die einzelnen konzentrischen Schichten der Stärkekörner enthalten, wie es scheint, verschiedene Kohlehydrate in verschiedenen Mengenverhältnissen. Beim Erhitzen mit Wasser quellen die Stärkekörner auf, die Cellulosehüllen der einzelnen Schichten platzen und letztere lösen sich theilweise auf, es bildet sich eine schleimige filtrirbare Masse, der sog. Stärkekleister; der lösliche Theil wird Stärkegranulose, der unlösliche Stärkecellulose genannt. Sowohl die chemisch unveränderten Stärkekörner, als auch die gelöste Stärke (Kleister) verbinden sich mit Jod zu einer tiefblauen Verbindung „Jodstärke“ (die unlösliche Stärkecellulose giebt die Jodreaktion nicht). Diese Verbindung ist aber nur eine sehr lose, beim Erwärmen zersetzt sie sich unter Entfärbung, stellt sich aber beim Erkalten von selbst wieder her. Beim langen Kochen verliert der Kleister die Eigenschaft, nach dem Erkalten zu gelatiniren, die Stärke wird dadurch in eine auch im kalten Wasser lösliche Modifikation übergeführt, die durch Alkohol als weisses Pulver fällbar ist („lösliche Stärke“) und auch mit Jod noch eine Verbindung bildet. Durch die Einwirkung von Ptyalin oder Pankreasdiastase bei Körpertemperatur (von Malzdiastase erst bei 65—69°) geht die Stärke über in Dextrin und zwar zuerst in sogenanntes Amylodextrin (von Stärke wenig verschieden), dann in ein Dextrin, das von Jod nicht mehr blau sondern roth gefärbt wird (Erythrodextrin), sodann aber in ein durch Jod gar nicht mehr färbbares, schon reducirend wirkendes Dextrin (Achroodextrin); die beiden letzteren sind in Wasser leicht löslich, durch Alkohol fällbar; alle drei Dextrine drehen rechts, aber um so schwächer, je weiter sie sich in ihren sonstigen Eigenschaften von der Stärke unterscheiden. Das Dextrin soll im Körper durch Ptyalin nicht weiter zu Dextrose verwandelt werden können, in Spuren jedoch durch das Pankreasferment. Ausser Dextrin entsteht bei der Stärkeverdauung durch Speichel oder Pankreassaft auch noch Maltose. Die Maltose soll durch beide Fermente nicht angegriffen werden. Da sich nun im Blute Maltose und Dextrin nicht oder nur in sehr geringen Mengen nachweisen lassen, so muss man annehmen, dass die Bakterien oder Epithelzellen im Darm die Umwandlung in Dextrose ausführen. Aus diesen Zersetzungen geht hervor, dass die Formel

$C_6H_{10}O_5$ für die Stärke *mindestens* verdreifacht werden muss, man nimmt an, dass sie etwa zu versechsfachen sei.

Die häufigste und wichtigste Verbindung aus der Polysaccharosenreihe, die sich im Thierkörper findet, ist das

Glykogen, die Leber- oder Muskelstärke, auch „thierisches Stärkemehl“ genannt (rechtsdrehend ca. + 220°). Es findet sich hauptsächlich in der Leber und der Muskulatur, aber auch fast in allen andern Organen, namentlich in denen des Neugeborenen. Vom Amylum unterscheidet es sich dadurch, dass es auch in kaltem Wasser aufquillt und eine opalescirende, nicht diffusible Lösung bildet. Es ist (ausser in ganz reinem salzfreien Zustand) als amorphes, weisses Pulver fällbar durch Alkohol und Aether und zerfällt durch Ptyalin und Pankreasdiastase ganz wie Amylum in Dextrin und Maltose, die Formel seiner Zusammensetzung ($C_6H_{10}O_5$) muss sicher mehrfach genommen werden. Mit Jod - Jodkaliumlösung giebt Glycogen eine burgunder-weinrothe (kastanien - mahagonibraunrothe) Färbung, die beim Erhitzen verschwindet, beim Erkalten wiederkehrt.

Ein colloïdales Kohlehydrat, das aus Mucin, Chondrin u. a. abgespalten werden kann, heisst

Thierisches Gummi $C_{12}H_{20}O_{10}$; es giebt keine Jodreaktion, reducirt nicht, wird aber durch Kochen mit verdünnten Säuren in einen reducirenden Körper verwandelt, es findet sich in allen schleimhaltigen Organen des Menschen.

Aus dem Zucker, also in letzter Instanz aus allen Kohlehydraten wird bei der Oxydation im Körper zunächst

Glycuronsäure $C_6H_{10}O_7$ eine Tetraoxyaldehydsäure [CHO—(CH · OH)$_4$—COOH]; diese hat die Eigenschaft, mit vielen in den Körper eingeführten Körpern, wie Kampher, Borneol, Chloral, Phenol u. a. glycosidähnliche Verbindungen (Paarungen) einzugehen, die im Harn ausgeschieden werden.

„*Glycoside*“ nennt man ätherartige Verbindungen der Monosaccharosen, namentlich des Traubenzuckers, die durch Säuren oder Fermente unter Wasseraufnahme („hydrolytisch“) in die betreffenden Zuckerarten und andere Körper (Phenole, Alcohole, Aldehyde, Säuren etc.) gespalten werden. Im thierischen Körper werden Chondrin und Cerebrin als Glycoside bezeichnet. (siehe Albuminoide.)

3) Von den *Fettsäuren* $C_nH_{2n}O_2$ oder $C_mH_{2m+1}COOH$ in denen das Hydroxylwasserstoffatom der ihnen charakteristischen Carboxylgruppe $\begin{array}{c} | \\ C{=}O \\ | \\ OH \end{array}$ durch elektropositive Elemente oder Radikale leicht vertretbar ist, sind die wichtigsten folgende:

Ameisensäure	$C\,H_2\,O_2 = H \cdot COOH$	(Hydrocarbonsäure).	
Essigsäure	$C_2\,H_4\,O_2 = C\,H_3 \cdot COOH$	(Methylcarbonsäure).	
Propionsäure	$C_3\,H_6\,O_2 = C_2\,H_5 \cdot COOH$	(Aethylcarbonsäure).	
Buttersäuren	$C_4\,H_8\,O_2 = C_3\,H_7\,.\,COOH$	(Propylcarbs.) 2 Isomere.	
Valeriansäuren	$C_5\,H_{10}\,O_2 = C_4\,H_9\,.\,COOH$	(Butylcarbs.) 4 Isomere.	
Capronsäuren	$C_6\,H_{12}\,O_2 = C_5\,H_{11}\,.\,COOH$	(Amylcarbonsäuren oder Hexylsäuren) 8 Isomere.	
Oenanthsäuren	$C_7\,H_{14}\,O_2 = C_6\,H_{13}\,.\,COOH$	(Hexylcarbonsäure oder Heptylsäuren).	
Caprylsäuren	$C_8\,H_{16}\,O_2 = C_7\,H_{15}\,.\,COOH$	(Heptylcarbs. oder Octylsäuren) Schmelzp.	16°.
Pelargonsäuren	$C_9\,H_{18}\,O_2 = C_8\,H_{17}\,.\,COOH$	etc. „	+12°
Caprinsäuren	$C_{10}\,H_{20}\,O_2 = C_9\,H_{19}\,.\,COOH$	etc. „	+31,4°
Undecylsäuren	$C_{11}\,H_{22}\,O_2 = C_{10}\,H_{21}\,.\,COOH$	etc. „	+28,0°
Laurinsäuren	$C_{12}\,H_{24}\,O_2 = C_{11}\,H_{23}\,.\,COOH$	etc. „	+43,6°
Tridecylsäuren	$C_{13}\,H_{26}\,O_2 = C_{12}\,H_{25}\,.\,COOH$	etc. „	+40,5°
Myristinsäuren	$C_{14}\,H_{28}\,O_2 = C_{13}\,H_{27}\,.\,COOH$	etc. „	+54,0°
Pentadecylsäuren	$C_{15}\,H_{30}\,O_2 = C_{14}\,H_{29}\,.\,COOH$	etc. „	+51,0°
Palmitinsäuren	$C_{16}\,H_{32}\,O_2 = C_{15}\,H_{31}\,.\,COOH$	(Hexadecylsäuren)	+62°
Margarinsäuren	$C_{17}\,H_{34}\,O_2 = C_{16}\,H_{33}\,.\,COOH$	(Heptadecylsäuren)	+60°
Stearinsäuren	$C_{18}\,H_{36}\,O_2 = C_{17}\,H_{35}\,.\,COOH$	(Octodecylsäuren)	+69°
Melissinsäuren	$C_{30}\,H_{60}\,O_2$ etc.		+90°

Freie Fettsäuren kommen im Körper nur wenige vor, davon die flüchtigen C-ärmeren (bis 10 C-atome) in sich zersetzenden Sekreten wie im Hauttalg, auch in der Milch und namentlich im Schweiss: **Ameisen-, Essig-, Propion-, Butter-, Capron- und Caprinsäure.** Die C-reicheren, festen Fettsäuren finden sich manchmal krystallinisch in den Geweben als Reste früheren Fettgehaltes. Fast alle Fettsäuren finden sich in kleinen Mengen im freien Zustand im Darminhalt. In Verbindungen treten die Fettsäuren mit Alkalien als Seifen, mit Glycerinphosphorsäure und Cholin als Lecithine auf, die Hauptmenge derselben jedoch findet sich als Ester mit dem dreiwerthigen Alkohol Glycerin verbunden. Diese Verbindungen nennt man Neutral-Fette (genauer F e t t s ä u r e - F e t t e), ihre allgemeine Formel ist $(C_m\,H_{2m+1}\,CO)_3 \cdot O_3\,C_3\,H_5$ oder $C_3\,H_5\,O_3 \cdot (C_n\,H_{2n-1}\,O)_3$. Folgende Fettsäure-Fettarten finden sich meist mit einander vermengt im menschlichen Körper: Hauptsächlich **Palmitin** oder genauer Tripalmitin s. Glycerintripalmitinat.

$$
\begin{array}{l}
CH_2\,.\,O{-}CO\,.\,(CH_2)_{14}\,.\,CH_3 \\
\,| \\
CH\;\;.\,O{-}CO\,.\,(CH_2)_{14}\,.\,CH_3 = C_3H_5\,O_3\,(CO \cdot C_{15}H_{31})_3 = C_3H_5O_3(C_{16}H_{31}O)_3 \\
\,| \\
CH_2\,.\,O{-}CO\,.\,(CH_2)_{14}\,.\,CH_3
\end{array}
$$

und **Stearin** $C_3\,H_5\,O_3\,(C_{18}\,H_{35}\,O)_3$; das sog. Margarin ist eine Mischung

von beiden nicht das eigentliche Trimargarin; weniger reichlich finden sich im Körper **Myristin** $C_3H_5O_3(C_{14}H_{27}O)_3$, **Laur(ostear)in** $C_3H_5O_3(C_{12}H_{23}O)_3$, **Caprinin** $C_3H_5O_3(C_{10}H_{19}O)_3$, **Caprylin** $C_3H_5O_3(C_8H_{15}O)_3$, **Capronin** $C_3H_5O_3(C_6H_{11}O)_3$, **Butyrin** $C_3H_5O_3(C_4H_7O)_3$.

4) Ausser den Glycerinestern der Fettsäuren finden sich im Körper auch die Glyceride der Oelsäuren $C_nH_{2n-2}O_2$ oder $C_mH_{2m-1}\cdot COOH$. Letztere unterscheiden sich von den Fettsäuren in der Formel durch $-2H$, sind also nicht vollständig gesättigte Verbindungen oder man hat sich in ihnen 2 C-atome in gegenseitiger doppelter Bindung zu denken. Die wichtigsten derselben sind:

Die Acrylsäure $C_3H_4O_2$ $(CH_2{=}CH{-}COOH)$
Crotonsäure $C_4H_6O_2$ $(CH_3{-}CH{=}CH{-}COOH)$ 3 Isomere.
Angelicasäure $C_5H_6O_2$

Elaïn-, Oleïn-, s. **Oelsäure** $C_{18}H_{34}O_2$, ist eine geruch-, farb- und geschmacklose Flüssigkeit, die beim Erhitzen neben flüchtigen Fettsäuren die sog. Sebacinsäure $C_{10}H_{18}O_4$ bildet.

Auch die Glyceride der Oelsäuren werden „Fette" genannt. Das Triglycerid der Oelsäure, das Elaïn oder **Oleïn** $C_3H_5O_3(C_{18}H_{33}O)_3$ kommt in allen Fetten neben den Fettsäurefetten vor und macht diese weicher (Schmalz- und Butterarten) oder gar, wenn es in überwiegender Menge auftritt, flüssig (fette Oele). Das Oleïn findet sich auch in manchen Lecithinarten (siehe unten).

5) Auch von den Hydroxy-fettsäuren $C_nH_{2n}O_3$ oder $C_mH_{2m}\langle{}^{OH}_{COOH}$ (Oxy- oder Glycolsäuren) finden sich Repräsentanten im Körper, so namentlich ihr Anfangsglied, die

Kohlensäure oder Hydroxyameisensäure, $HO{-}\overset{O}{\overset{\|}{C}}{-}OH$ $\left[\begin{matrix}OH\\|\\COOH\end{matrix}\right]$

die freilich nicht frei existirt, sondern auch im Thierkörper nur als Anhydrid CO_2 (in der Ausathmungsluft und den Darmgasen) und in ihren Salzen gefunden wird. Von diesen kommen im Blut und den Gewebssäften folgende vor:

$NaHCO_3$ saures- oder doppelt-kohlensaures Natron, reagirt schwach alkalisch, bläut rothes Lacumspapier.

$KaHCO_3$ Kaliumbicarbonat, reagirt fast neutral (schwach alkalisch).

$Ca(HCO_3)_2$ $\left[\begin{matrix}\diagup O{-}Ca{-}O\diagdown\\CO{-}OH\quad HO{-}CO\end{matrix}\right]$ Calciumbicarbonat oder saurer kohlensaurer Kalk, der als „Lösung des in Wasser unlösl. $CaCO_3$" in kohlensauren Flüssigkeiten vorkommt.

Na_2CO_3 Natriumcarbonat oder Soda reagirt stark alkalisch; ebenso K_2CO_3 Kaliumcarbonat oder Pottasche.

$CaCO_3$ Calciumcarbonat u. $MgCO_3$ Magnesiumcarbonat (in den Knochen).

Ferner finden sich Amidoverbindungen der Kohlensäure im Körper (siehe Nhaltige organische Verbindungen).

Die Glycolsäure oder Oxyessigsäure $CH_2(OH)-COOH$ lässt sich aus ihren Amidoverbindungen dem Glycocoll und der Hippursäure (siehe diese) abspalten.

Die **Milchsäuren** oder Oxypropionsäuren $C_3H_6O_3$ kommen in mehreren Modifikationen vor.

1) Die optisch aktive (+3,5) Aethyliden-, (CH_3—CH=), **Fleisch-**, oder Paramilchsäure = α. Oxypropionsäure CH_3—CH(OH)—COOH findet sich in der Fleischflüssigkeit (z. B. auch in Liebigs Fleischextract).

2) Die mit der vorigen isomere, nur durch die stereometrische Anordnung der Atome verschiedene, optisch inaktive gewöhnliche **Gährungsmilchsäure**, die sich im Magen, im Darm, in der Milch und im Chylus theils frei, theils an Metalle gebunden (milchsaure Salze) findet, bildet sich aus Kohlehydraten (so auch im Sauerkraut) bei der sogenannten Milchsäuregährung. Die Milchsäuregährung ist durch stäbchenförmige Mikroorganismen (bacterium lacticum, bacterium lactis aërogenes, bacillus subtilis etc.) bewirkt; ihr sind die Monosaccharosen, ferner der Rohr- und Milchzucker, sowie die Gummiarten direkt unterworfen (vergleiche Milchzucker).

3) Die sogenannte **Aethylen-(—CH_2—CH_2—)milchsäure** oder β. Oxypropionsäure HO—CH_2—CH_2—COOH kommt in sehr geringer Menge neben der anderen im Muskel vor; sie wird, weil sie beim Erhitzen für sich oder beim Kochen mit Schwefelsäure Wasser verliert und Acrylsäure (CH_2=CH—COOH) bildet, auch **Hydracrylsäure** genannt.

Reaktionen: 1) Eine Lösung von 1 Tropfen liquor ferri sesquichlorati (Fe_2Cl_6) auf 50 cbcm. Wasser ist kaum merklich gelb; mit 0,01% Milchsäurelösung zu gleichen Theilen zusammengebracht wird sie intensivgelb.

2) Eine Lösung von 1—3 Tropfen Liquor ferri sesquichlorati, 10 cbcm. 4% Carbolsäure in 20 cbcm. Wasser ist amethystblau; durch Milchsäure von 0,1% (gleiche Theile) wird sie reingelb bis grüngelb, durch HCl, $C_2H_4O_2$ etc. fahlgraugelb. Bei gleichzeitiger Gegenwart von HCl und $C_3H_6O_3$ kann man letztere mit Aether ausschütteln und so von der HCl trennen.

Die β. Oxybuttersäure CH_3—CH·OH—CH_2—COOH findet sich nur in diabetischem Harn.

Die Leucinsäure = a. Oxycapronsäure CH_3—$(CH_2)_3$—CH·OH—COOH lässt sich aus der betreffenden Amidosäure, dem Leucin abspalten.

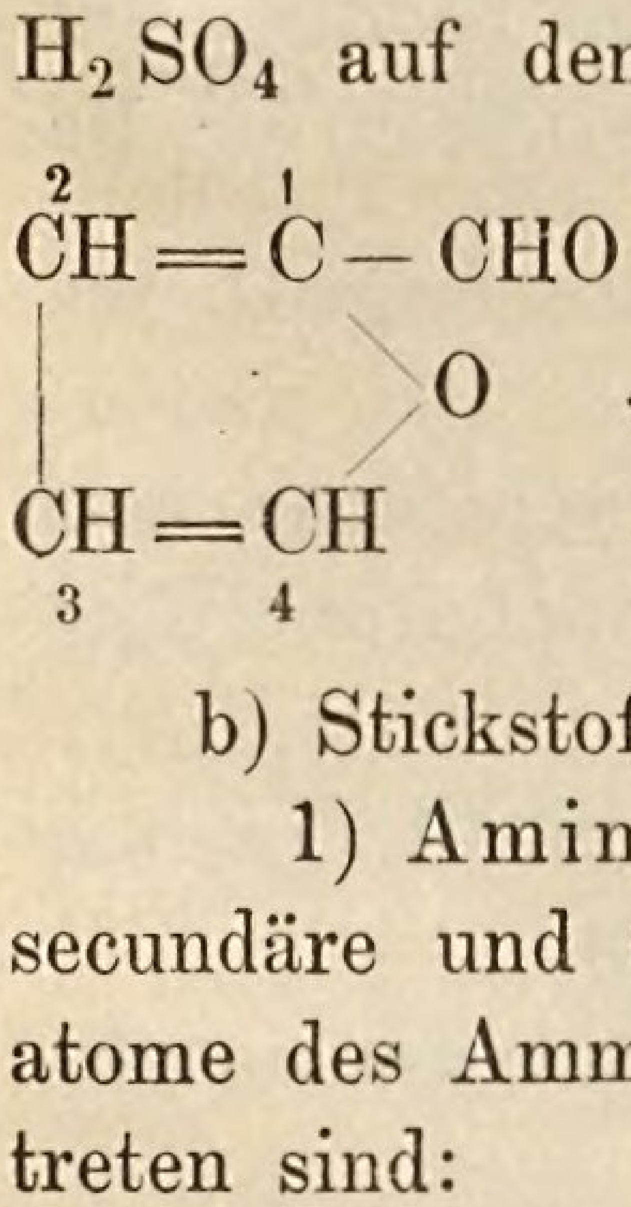
6) Die **Oxalsäuren** (Zweibasische- oder Dicarbonsäuren) $C_n H_{2n-2} O_4$ oder $C_m H_{2m} (COOH)_2$.

Von dieser Reihe kommen nur die Anfangsglieder, die **Oxalsäure** $C_2 H_2 O_4 = \begin{matrix} COOH \\ | \\ COOH \end{matrix}$ und die **Bernsteinsäure** $C_4 H_6 O_4 = COOH-CH_2-CH_2-COOH$ im Thierkörper in Form von Salzen vor; sie entstehen bei der Oxydation aus C-reichen Körpern, wie Eiweiss, Fetten und Kohlehydraten. Der oxalsaure Kalk $Ca C_2 O_4$ (in Briefcouvertform krystallisirend, in HCl löslich) gehört zu den regelmässigen Harnbestandtheilen. Die Bernsteinsäure ist manchmal in Milz, Leber, Thymus oder der Thyreoidea gefunden worden.

7) Die **Gallensäuren** oder Chol(al)säuren $C_{24} H_{40} O_5$. (der hohe Wasserstoffgehalt deutet auf vorwiegend einfache Bindung der C-atome); was von deren Konstitution bekannt ist, lässt sich durch folgende Formel ausdrücken: $C_{21} H_{32} (OH)(COOH)(CH_2 \cdot OH)_2$. Es giebt übrigens verschiedene Cholsäuren bei den verschiedenen Thieren. Sie sind in Wasser unlöslich, bilden seifenähnliche Alkalisalze. Anhydride derselben sind die Choloidinsäure $C_{24} H_{38} O_4$ und das Dyslysin $C_{24} H_{36} O_3$. Mit dem Glycocoll und Taurin gehen sie „secundäre gemischte Amidverbindungen“ (siehe Säure-Amide), sogenannte „Paarungen“ ein: Glycocholsäure $\begin{matrix} CH_2-NH-CO \cdot C_{23} H_{39} O_3 \\ | \\ COOH \end{matrix}$ und Taurocholsäure $\begin{matrix} CH_2-NH-CO \cdot C_{23} H_{39} O_3 \\ | \\ CH_2-SO_2 \cdot OH \end{matrix}$

Reaktionen: 1) Mit Jod bilden die Cholsäuren eine der Jodstärke ähnliche blaue Verbindung.

2) Geben sie (wie übrigens viele andere Körper auch) die sog. **Pettenkofersche Reaktion**, d. h. mit 1—2 Tropfen $^2/_3$ conzentrirter Schwefelsäure versetzt und einigen Tropfen 10% Rohrzuckerlösung erhitzt färben sie sich roth; es entsteht dabei durch Einwirkung der $H_2 SO_4$ auf den Zucker Furfurol = Furfuranaldehyd (1 oder 4) =



, was sich mit Gallensäure roth färbt.

b) Stickstoffhaltige.

1) Aminbasen (N dreiwerthig). Man unterscheidet primäre, secundäre und tertiäre Amine, je nachdem 1, 2 oder 3 Wasserstoffatome des Ammoniaks (NH_3) durch Alkohol-Radikale („Alkyle“) vertreten sind:

z. B. $C_2H_5 \cdot NH_2$ (Mono)-Aethylamin (primäre Aminbase),
$(C_2H_5)_2 \, NH$ Di-Aethylamin (secundäre Aminbase); zu den secundären Aminbasen der 2werthigen Alkoholradikale gehört auch die im Sperma aufgefundene Base, das **Spermin** C_2H_5N = Aethylenimin

$$\begin{matrix} CH_2 \diagdown \\ | \quad\quad\; NH, \\ CH_2 \diagup \end{matrix}$$

$(C_2H_5)_3 \, N$ Triaethylamin (tertiäre Aminbase).

2) Ammoniumbasen (N fünfwerthig, z. B. Tetraaethylammoniumhydroxyd $(C_2H_5)_4 \cdot N \cdot OH$.

Im Thierkörper findet sich unter den Spaltungsprodukten des Lecithins eine Ammoniumbase, das

Cholin (Bilineurin oder, weil es aus Sinapin durch Kochen mit Alkalien gewonnen werden kann, auch „Sinkalin" gen.). Es ist Trimethyloxaethylammoniumhydroxyd

$$N\begin{cases} CH_2—CH_2 \cdot OH \\ —CH_3 \\ —CH_3 \\ —CH_3 \\ OH \end{cases} = C_2H_4 \begin{matrix} \diagup OH \\ —N(CH_3)_3 \cdot OH \end{matrix}$$

und ist eine starke, ungiftige Base. (Ein Hydroxycholin $\begin{matrix} C_2H_3(OH)_2 \\ | \\ N(CH_3)_3 \cdot OH \end{matrix}$ ist das heftige Gift des Fliegenschwamms Muscarin). Manche Forscher haben aus dem Lecithin der Nervensubstanz Trimethylvinyl-$(C_2H_3—)$ammoniumhydrat abgespalten und diese ebenfalls sehr giftige Base

Neurin genannt $N \begin{matrix} \diagup CH{=}CH_2 \\ \equiv (CH_3)_3 \\ \diagdown OH \end{matrix}$. Diese Verbindung, die auch bei der Fäulniss aus Cholin entsteht und zu den sogenannten Fäulnissalkaloiden (Ptomaïnen) gehört, ist wohl nicht im Lecithin enthalten, sondern erst bei der Darstellung des Neurins durch die Behandlung (mit H Cl und Silberoxyd) entstanden.

Die Muttersubstanz dieser Körper ist das

Lecithin (λέκιϑος · der Eidotter). Es giebt verschiedene Lecithine; sie stellen Verbindungen dar aus Glycerinphosphorsäure

$$C_3H_5 \begin{matrix} \diagup O \diagdown \\ —OH \\ \diagdown OH \end{matrix} P \begin{matrix} \diagup O \\ —OH \\ \diagdown OH \end{matrix}$$

Stearin-, Palmitin- oder Oelsäure mit Cholin unter Austritt von Wasser. Die Constitution ist noch nicht ganz sicher festgestellt, ungefähr folgende:

$$\text{(Glycerin) } C_3H_5\begin{cases} \diagup O{-}CO \cdot C_{15}H_{31} \text{ (Palmityl)} \\ {-}O{-}CO \cdot C_{17}H_{35} \text{ (Stearyl)} \\ \diagdown O{-}\underset{\substack{| \\ OH \\ \text{(Phosphorsäure)}}}{PO}{-}O{-}\underbrace{CH_2{-}CH_2{-}N(CH_3)_3 \cdot OH}_{\text{(Cholin)}} \end{cases}$$

Die Lecithine sind in Alkohol und Aether löslich, mit den Fetten in jedem Verhältniss mischbar, andererseits aber in Wasser schleimig quellbar, so dass sie sehr geeignet erscheinen, im thierischen Stoffwechsel eine grosse Rolle zu spielen, wie es auch in der That der Fall zu sein scheint. Sie finden sich in der Nervensubstanz, in den Blutkörperchen, Eigelb etc.

3) Die Amin- oder Amidosäuren (Glycocolle s. Alanine), die als Hydroxyfettsäuren aufgefasst werden können, in denen das alkoholische Hydroxyl (OH) durch die Amidgruppe (NH_2) ersetzt ist, oder als Fettsäuren, in denen ein H-atom ihres Alkyles durch NH_2 vertreten ist. Sie reagiren neutral. Die Bindung der Amidgruppe ist eine sehr feste, so dass dieselbe durch Kochen mit Alkalien nicht abgespalten werden kann (im Gegensatz zu den Säureamiden, siehe diese).

Amidoameisensäure s. Amidokohlensäure s. Carbaminsäure $CO\begin{smallmatrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown OH\end{smallmatrix}$ kommt frei nicht vor, ihre Ester heissen Urethane (z. B. $CO\begin{smallmatrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown O \cdot C_2H_5\end{smallmatrix}$ = „Urethan“ schlechthin).

Das Glycocoll=Glycolamin, Amidoglycol, Amidoessigsäure oder Glycin $\begin{matrix} CH_2 \cdot NH_2 \\ | \\ COOH \end{matrix}$ kommt als Spaltungsprodukt der Hippursäure und Glycocholsäure vor.

(Sarkosin=Methylglycocoll $\begin{matrix} CH_2 \cdot NH \cdot CH_3 \\ | \\ COOH \end{matrix}$ ist ein Spaltungsprodukt des Kreatins).

Kreatin oder Methylguanidinessigsäure (Methylglycocyamin) ist ein Derivat der Guanidin-$\left(C\begin{smallmatrix}\diagup NH_2 \\ {=}NH \\ \diagdown NH_2\end{smallmatrix}\right)$essigsäure des sogenannten Glycocyamins $C\begin{smallmatrix}\diagup NH_2 \\ {=}NH \\ \diagdown NH{-}CH_2 \cdot COOH\end{smallmatrix}$ und hat demnach folgende Constitution:

$$C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ {=}NH \\ \diagdown N(CH_3){-}CH_2 \cdot COOH\end{matrix}$$

; es findet sich im Muskelsaft, im Gehirn, und im Blut, nicht im Harn. Ein Zersetzungsprodukt des Kreatins ist das giftige (Ptomain) Methylguanidin

$$= \text{Methyluramin } C\begin{cases} NH_2 \\ = NH \\ NH(CH_3) \end{cases} . —$$

Kreatinin ist das Anhydrid des Kreatins, es ist die Methylverbindung des Glycocyamidins s. Glycolylguanidins $\left[C\begin{matrix} \diagup NH—CO \\ =NH \quad | \\ \diagdown NH—CH_2 \end{matrix}\right]$ die Formel des Kreatinins s. Methylglycocyamidins ist also

$$C\begin{matrix} \diagup NH — CO \\ =NH \quad\quad | \\ \diagdown N(CH_3)—CH_2 \end{matrix} ;$$

es ist eine starke Base mit reducirenden Eigenschaften, die im Harn gefunden wird.

Reaktion: Bei Zusatz einiger Tropfen schwach brauner Nitroprussidnatriumlösung [$Fe(CN)_5(NO)Na_2 + 2H_2O$] und verdünnter Natronlauge zu 5 cbcm. Harn entsteht weinrothe Färbung, die bald wieder verschwindet.

Butalanin = α. Amidoisovaleriansäure $(CH_3)_2—CH—CH(NH_2)—COOH$ und

Leucin = α. Amidocapronsäure $CH_3-(CH_2)_3—CH(NH_2)-COOH$ kommen im Pankreas und bei der Eiweissfäulniss vor (krystallisiert in Kugeln, die oft nadligen Zerfall zeigen).

Asparaginsäure oder Amidobernsteinsäure $\begin{matrix} CH_2—COOH \\ | \\ CH(NH_2)—COOH \end{matrix}$ und

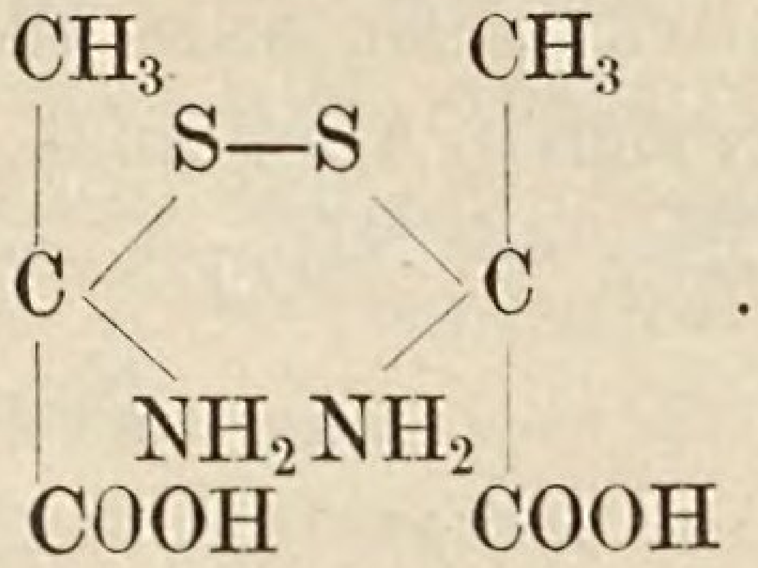
Glutaminsäure oder Amidoglutarsäure $\begin{matrix} CH_2-COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ CH(NH_2)-COOH \end{matrix}$ entstehen ebenfalls bei der hydrolytischen Spaltung der Eiweisskörper.

(Leuceïn ist Asparaginsäurealdehyd $\begin{matrix} CH_2—COOH \\ | \\ CH\cdot(NH_2)—CHO \end{matrix}$)

Das **Taurin** ist Amidoisaethionsäure oder Amidoaethylsulfosäure (nicht Amidoaethylschwefelsäure $\begin{matrix} CH_2-NH_2 \\ | \\ CH_2—O\cdot SO_2\cdot OH \end{matrix}$) Die Isaethionsäure oder Oxaethylsulfosäure hat folgende Constitution: $\begin{matrix} CH_2—OH \\ | \\ CH_2-SO_2\cdot OH \end{matrix}$; ihre Aminverbindung, das Taurin $\begin{matrix} CH_2—NH_2 \\ | \\ CH_2—SO_2\cdot OH \end{matrix}$ kommt mit Cholalsäure zu Taurocholsäure verbunden („gepaart“) in der Galle vor.

Bei dem Zerfall der Eiweisskörper scheint eine schwefelhaltige Verbindung als Durchgangsstufe aufzutreten, die dem in pathologi-

schen Fällen in den Nieren (sechseckige krystallinische in Ammoniak und in Mineralsäuren lösliche Täfelchen) und in Nierensteinen gefundenen Cystin sehr nahe steht: das Cysteïn oder α. Amidothiopropionsäure oder Amidothio(aethyliden-)milchsäure $\begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ C \begin{smallmatrix} SH \\ NH_2 \end{smallmatrix} \\ | \\ COOH. \end{array}$ Das Cystin ist wahrscheinlich die Dithio-diamidodimilchsäure



. —

4) Die Säureamide entsprechen den Amidverbindungen der Alkoholradikale; sie sind aufzufassen als Ammoniak NH_3, in dem 1, 2 oder 3 H-atome durch Säureradikale vertreten sind: „primäre, secundäre und tertiäre Säureamide".

$CH_3—CO—NH_2$ = Acetamid (primäres Säureamid),

$\begin{matrix} CH_3—CO \\ CH_3—CO \end{matrix} \rangle NH$ = Diacetamid (secundäres Säureamid),

$\begin{matrix} CH_3—CO \\ CH_3—CO \\ CH_3—CO \end{matrix} \rangle N$ = Triacetamid (tertiäres Säureamid).

„Gemischte" Amide nennt man Verbindungen, in denen die Ammoniakgruppe einerseits mit dem C-atom eines Alkoholradikales, andererseits mit dem C-atom einer Carbonylgruppe in Verbindung tritt. So ist z. B. Aethyldiacetamid $\begin{matrix} CH_3—CO \\ CH_3—CO \\ CH_3—CH_2 \end{matrix} \rangle N$ ein tertiäres gemischtes Amid (vergl. die Tauro- und Glycocholsäure). Die Bindung der Amidgruppe in den Säureamiden ist nicht so fest, wie in den Amidosäuren; schon beim Kochen mit Wasser, leichter noch beim Kochen mit Säuren oder Alkalien zerfallen sie in ihre Componenten: die betreffende Säure und Ammoniak. Im Thierkörper spielt ein Säureamid eine grosse Rolle beim Stoffwechsel; es ist der für den Körper unbrauchbare, stickstoffhaltige Rest der Eiweisskörper, der sich im Blut, im Harn, im Schweiss und fast allen Organen findet, der **Harnstoff**, das Bi- oder Di-amid der Kohlensäure $\begin{array}{l} NH_2 \\ | \\ CO \\ | \\ NH_2. \end{array}$ $[CO(NH_2)_2]$

Der Harnstoff ist die erste künstlich dargestellte organische Verbindung. Wöhler stellte ihn im Jahre 1828 durch Eindampfen einer wässerigen

Lösung von isocyansaurem Ammoniak her $\left[\begin{array}{l}CO\\ \|\\ N-NH_4\end{array}\right]$, wobei eine Atomumlagerung stattfindet. Der Harnstoff verhält sich den Säuren gegenüber wie eine schwache Base; die eine Amidogruppe ist durch das Carbonyl (CO) electrochemisch gesättigt, sodass nur die andere mit Säuren Verbindungen eingeht und zwar natürlich Ammoniumverbindungen (in denen der N fünfwerthig auftritt). Er ist in Wasser und in Alkohol löslich. Beim Erhitzen zersetzt er sich in Ammoniak, Ammelid = Cyanursäuremonamid $(C_3N_3)(NH_2)(OH)_2 = \begin{array}{l}NH_2-C=N-C-OH,\\ \qquad\;\; | \qquad\;\; \|\\ \qquad\;\; N=C-N\\ \qquad\qquad\;\, |\\ \qquad\qquad\; OH\end{array}$

ferner in Biuret $\left(\begin{array}{ll}NH_2 & NH_2\\ | & |\\ CO & CO\\ \multicolumn{2}{c}{\diagdown NH \diagup}\end{array}\right)$ s. Allophansäureamid $\begin{array}{l}NH_2\\ |\\ CO\\ |\\ NH-CO\cdot NH_2\end{array}$, und

Cyanursäure $(C_3N_3)(OH)_3 = \begin{array}{l}HO-C=N\\ \qquad\;\; | \quad |\\ \qquad\;\; N \quad C-OH\\ \qquad\;\; \| \quad \|\\ HO-C-N\end{array}$

Bei der Fäulniss, wie in an der Luft stehendem Harn, beim Ueberhitzen mit Wasser, oder beim Kochen mit Alkalien geht der Harnstoff durch Wasseraufnahme in kohlensaures Ammoniak über

$$CO\begin{array}{l}\diagup NH_2\\ \diagdown NH_2\end{array} + 2H_2O = CO\begin{array}{l}\diagup O\cdot NH_4\\ \diagdown O\cdot NH_4.\end{array}$$

Nachweis: a) qualitativ: 1 Tropfen der möglichst eingeengten Harnstofflösung wird auf einen Objectträger gebracht, durch die Mitte des Tropfens ein dünner Zwirnsfaden gelegt und mit einem Deckglas bedeckt; lässt man nun von dem einen Ende des Fadens ein Tröpfchen concentrirte Salpetersäure einsaugen, so schiessen unter dem Deckglas zu beiden Seiten des Fadens hexagonale Tafeln oder rhombische Plättchen von salpetersaurem Harnstoff $\begin{array}{l}\diagup NH_2\\ CO\\ |\\ NH_3\cdot O\cdot NO_2\end{array}$ an. — b) quantitativ: Durch Titrirung mit Mercurinitrat (Liebigsche Methode).

Der Harnstoff entsteht im Körper aus complicirteren stickstoffhaltigen Substanzen, zum Theil wohl aus Körpern der

5. Harnsäuregruppe.

Die Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$, krystallisirt in rhombischen viereckigen Tafeln, die meist Wetzsteinform oder manchmal Hantelform annehmen; sie findet sich im Muskelsaft, im Blut und im Harn; sie ist unlöslich in Alkohol und Aether, sehr schwer löslich im Wasser

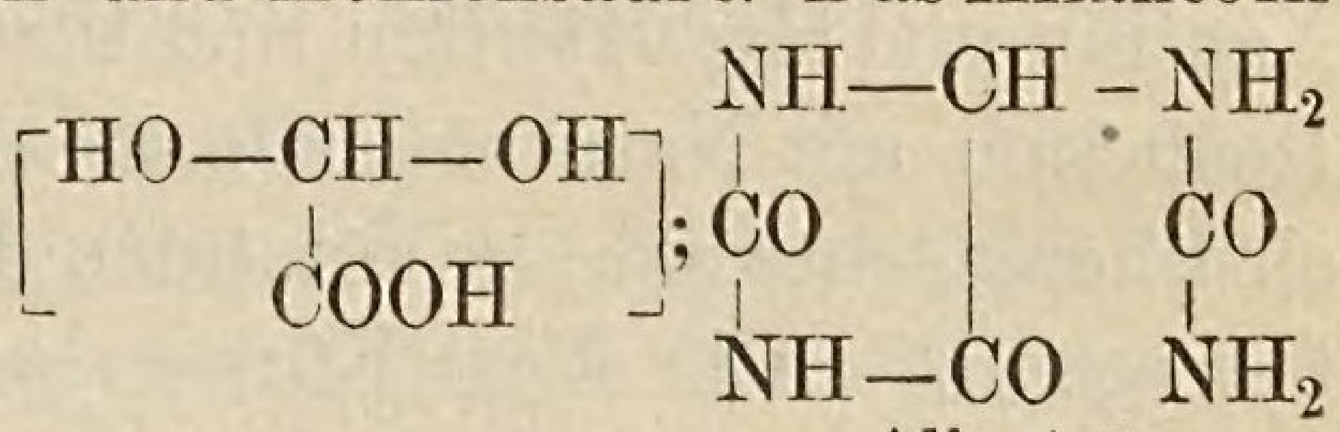
(1:14000); sie ist eine schwache zweibasische Säure, die schon kohlensauren Salzen gegenüber sich nur einbasisch verhält. Die stark alkalisch reagirenden Dikalium-(etc.)urate sind leicht löslich, die neutral reagirenden sogenannten sauren harnsauren Salze (Monokalium-etc. urate) sind schwer löslich; so löst sich Monokaliumurat in Wasser nur im Verhältniss 1:800, Mononatriumurat im Verhältniss 1:1100 (krystallisirt in Krümelform, bildet in konzentrirten Harnen den Ziegelmehlsatz „sedimentum lateritium").

Das Monoammoniumurat (in Wasser schwer löslich, 1:1600 krystallisirt in Stechapfelform). — Beim Erkalten des Harnes setzt sich das neutral reagirende Mononatriumurat mit dem sauer reagirenden Mononatriumphosphat so um, dass Harnsäure frei wird und ausfällt; es bildet sich dabei alkalisch reagirendes Dinatriumphosphat. Beim Wiedererwärmen geht der umgekehrte Process vor sich.

Nachweis: 1) Man versetzt ca. 100 cbcm Harn mit 5 cbcm Salzsäure und lässt ihn in einem Glas kalt stehen, dann scheiden sich am Boden und an den Wänden des Glases Krystalle aus, die von mitgerissenem Harnfarbstoff rothbraun gefärbt sind und sehr verschiedene: rhombische, sechseckige oder wetzsteinähnliche Formen zeigen.

2) Eine kleine Menge der zu untersuchenden Masse versetzt man in einem Porzellantiegel mit 1 Tropfen verdünnter Salpetersäure und dampft vorsichtig ab; der dabei entstehende gelbe Fleck wird, mit NH_3 befeuchtet, purpurroth (Ammoniumsalz der nicht frei existirenden Purpursäure), bei Zusatz von KOH oder NaOH wird die Purpurfarbe in Lila bis Blau verwandelt, beim Erwärmen verschwindet diese Färbung.

Beim Erhitzen zerfällt die Harnsäure in: NH_3, CO_2, Harnstoff und Cyanursäure. Bei Oxydation durch Kaliumpermanganat, PbO_2 etc. zerfällt sie schon in der Kälte in Allantoïn und Kohlensäure. Das Allantoïn ist das Diureïd der Glyoxalsäure

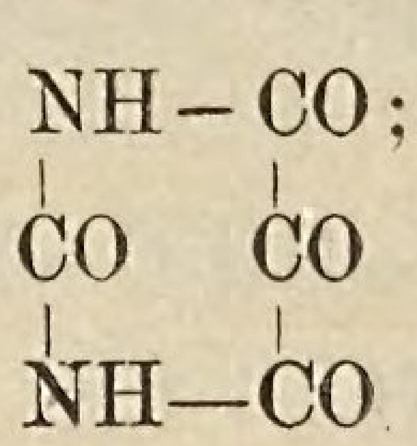


Allantoïn.

es kommt im Fötus und Säuglingsharn vor und zerfällt bei weiterer Oxydation in Harnstoff und Oxalsäure und letztere endlich in CO_2.

Bei der Oxydation der Harnsäure mit Salpetersäure entstehen auch als Endproducte Harnstoff und Kohlensäure; als Zwischenproducte treten auf:

Alloxan oder Mesoxalylharnstoff ; aus diesem bildet sich Oxalylharnstoff oder



Parabansäure NH—CO / CO / NH—CO und Kohlensäure; die Parabansäure geht über in die Oxalursäure NH—CO / CO / NH_2 COOH, die in geringen Mengen im Harn vorkommt; die Oxalursäure zerfällt in Harnstoff NH_2—CO—NH_2 und Oxalsäure COOH—COOH. — Diese Zersetzungen, sowie verschiedene Synthesen machen folgende Constitutionsformel

NH—C—NH
CO C—NH >CO;
NH—CO

für die Harnsäure wahrscheinlich; sie ist also ein Diureïd der Acrylsäure (CH_2=CH—COOH). —

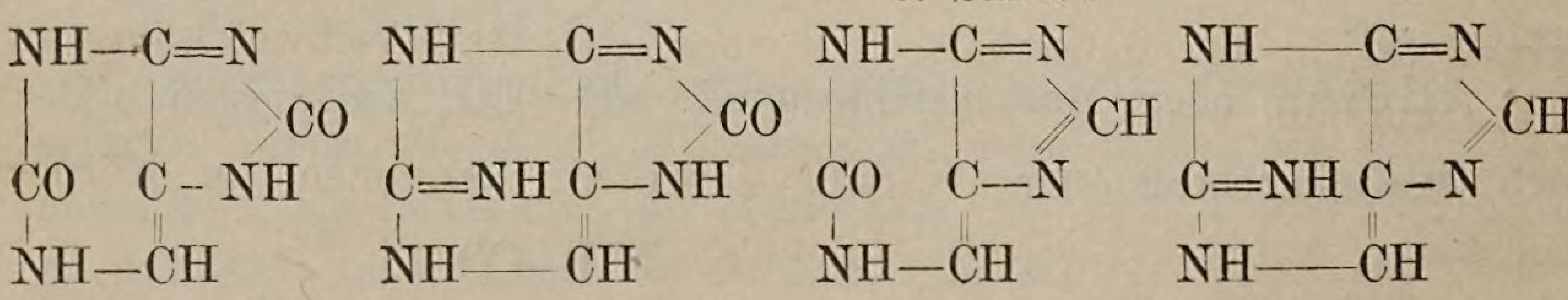
Zu der Harnsäure und dem Harnstoff in naher Beziehung stehen die

Xanthinkörper. Sie unterscheiden sich von der Harnsäure nur durch den geringeren Sauerstoffgehalt:

(Harnsäure	$C_5 H_4 N_4 O_3$)
Xanthin	$C_5 H_4 N_4 O_2$
(Guanin	$C_5 H_5 N_5 O$)
Hypoxanthin	$C_5 H_4 N_4 O$
(Adenin	$C_5 H_5 N_5$)

Xanthin und Hypoxanthin sind thatsächlich bereits aus Harnsäure durch Reduction mit Natriumamalgam erhalten worden. Die Xanthinkörper sind demnach wohl als Vorstufen der Harnsäure und des Harnstoffes zu betrachten. Alle diese Körper lassen sich aus dem Nucleïn der Zellkerne abspalten und finden sich in der Leber, Milz, Pankreas, Nieren, Hoden, Thymus, Hirn, im Harn und im Fleischextract. Ihre Constitution ist wahrscheinlich folgende:

Xanthin — Guanin — Hypoxanthin o. Sarkin — Adenin



Carnin $C_7H_8N_4O + H_2O$ im Fleischextract; wird durch Bromwasserstoff oder Salpetersäure in Hypoxanthin übergeführt.

6) Thio- oder Sulfocyansäure = **Rhodanwasserstoff** N≡C—SH kommt als Rhodannatrium N≡C—S · Na oder -kalium im Harn und Speichel vor. Mit Fe_2Cl_6 (Eisenchlorid) giebt es blutrothe Färbung.

II. Aus der Benzolreihe (Verbindungen mit Kohlenstoffringen).

1) Monosubstitutionsproducte des Benzols.

Die **Carbolsäure** oder Phenol $C_6H_5—OH$ tritt bei der Fäulniss der Eiweisskörper und mit Schwefelsäure zu Phenol- s. Phenylschwefelsäure $C_6H_5—O \cdot SO_2 \cdot OH$ verbunden im Harn auf.

Die Benzoësäure s. Phenylcarbonsäure $C_6H_5—COOH$ kommt nur mit Glycerin verbunden, namentlich im Harn der Pflanzenfresser vor als

Hippursäure oder Benzoylglycocoll $\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH—CO \cdot C_6H_5; \\ | \\ COOH \end{array}$ es ist eine amidartige („secundäre, gemischte") Verbindung der Benzoësäure bezw. des Benzoyles $C_6H_5 \cdot CO$ — mit der Amidoessigsäure. Dass die „Paarung" in der Amidgruppe erfolgt, d. h. dass es sich also (auf der einen Seite) um ein Säureamid handelt, in dem die Amidogruppe mit einer COgruppe verknüpft ist, geht daraus hervor, dass die Verbindung (wie auch die „gepaarten" Gallensäuren) beim Kochen sowohl mit Säuren, als auch mit Alkalien in ihre Paarlinge gespalten wird. Andererseits ist die Hippursäure aber auch noch Amidosäure, da in dem Glycinrest die Amidogruppe an der Alkoholgruppe CH_2 hängt.

Phenylpropionsäure und zwar die β. Phenylpropionsäure oder Hydrozimmtsäure entsteht bei der Eiweissfäulniss.

Phenyl-α-amidopropionsäure $C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$ oder Phenylalanin entsteht bei der Spaltung der Eiweisskörper.

b) Disubstitutionsproducte des Benzols.

Brenzkatechin, Resorcin und **Hydrochinon** = Ortho- (1,2), Meta- (1,3) und Para- (1,4) dihydroxy-benzol $C_6H_4(OH)_2$ kommen spurenweise im Harn als die betr. Aetherschwefelsäuren („gepaarte Schwefelsäuren") vor, als Oxydationsproducte des Phenoles oder nach Verabreichung der betr. Verbindungen als Medikamente.

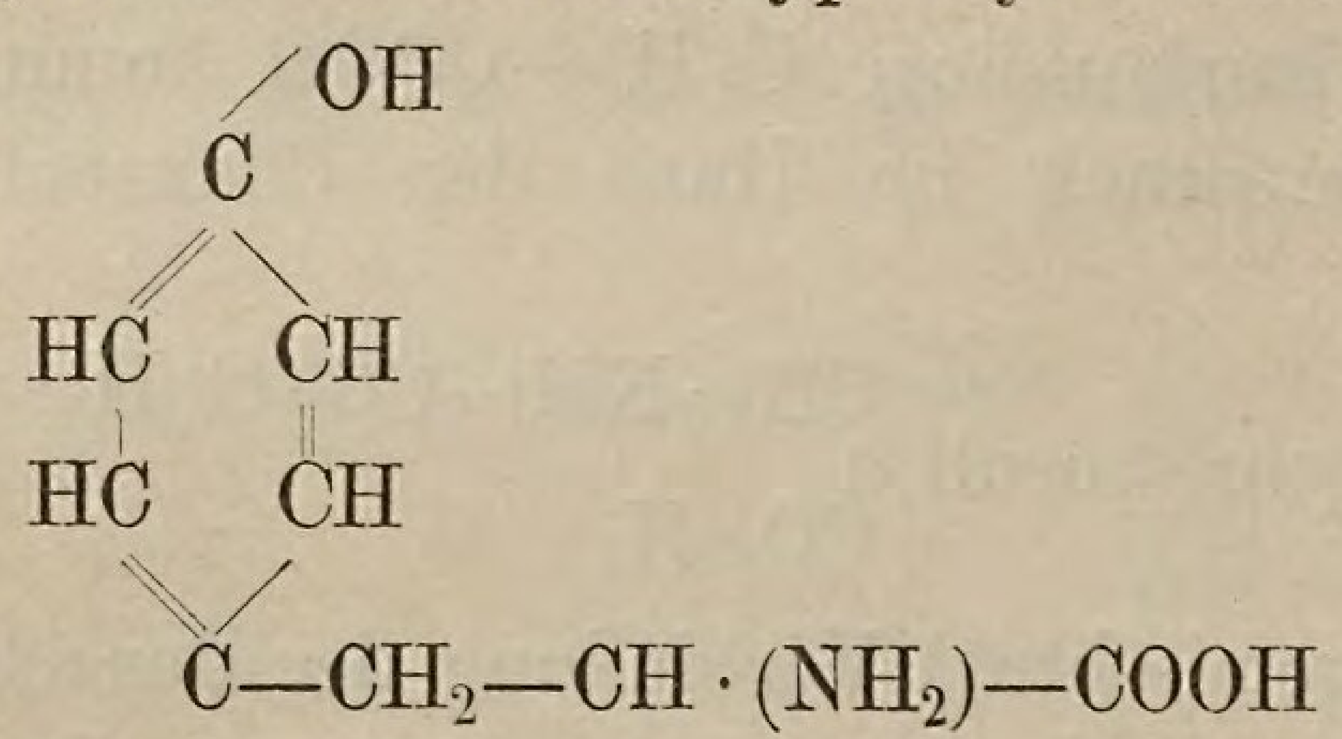
Kresol = Hydroxytoluol $C_6H_4\begin{array}{l} \diagup OH \\ \diagdown CH_3 \end{array}$ und zwar meist das Parakresol (kaum das Metakresol) tritt ebenso als Aetherschwefelsäure im Harn auf und bildet sich bei der Eiweissfäulniss.

Oxyphenylbenzoësäuren (Salicylsäure etc.) kommen im Körper nicht vor, wohl aber höhere Homologe derselben, so die:

Paraoxyphenylessigsäure (1,4) $C_6H_4 \langle {OH \atop CH_2 \cdot COOH}$ (1,4) als Spaltungsproduct der Eiweisskörper; auch im Harn gefunden.

Paraoxyphenylpropionsäure $C_6H_4 \langle {OH \atop CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH}$ (1,4) = Hydroparacumarsäure (Cumarsäure = Oxyzimmtsäure = Oxyphenylacrylsäure) $C_6H_4 \langle {OH \atop CH{=}CH{-}COOH}$ tritt bei der Eiweiss- und Tyrosinfäulniss auf, ist im Harn gefunden worden. Die entsprechende Amidosäure ist das

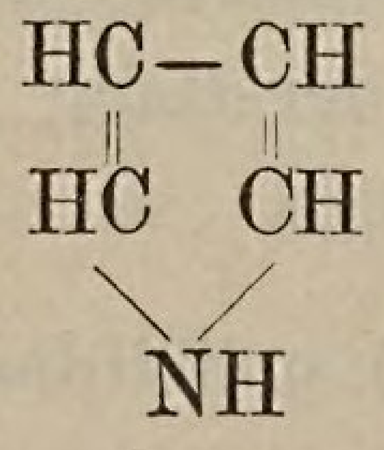
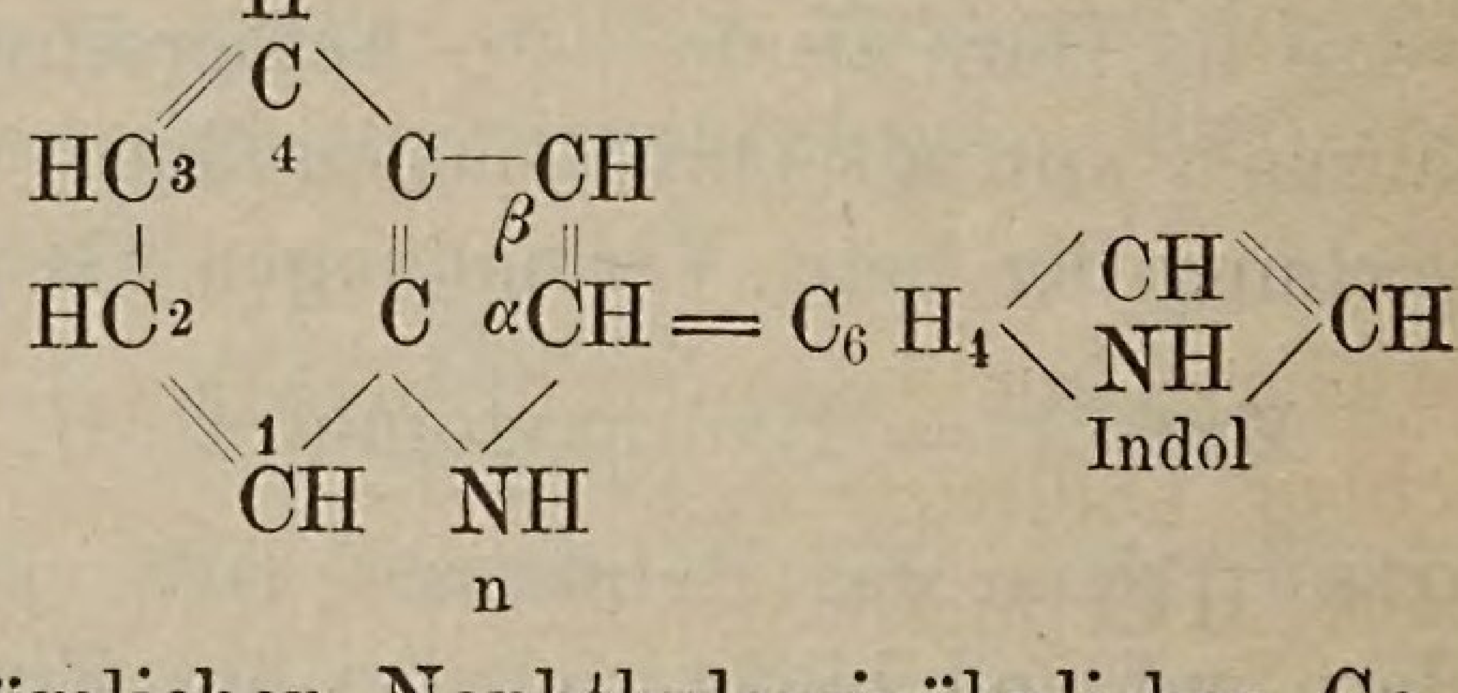
Tyrosin oder Paraoxyphenyl α. amidopropionsäure = Oxyphenylalanin (die Bindung findet hier nicht in der Amidgruppe statt!) es kommt im Pankreas und in vielen Körperbestandtheilen mit dem Leucin zusammen vor, ist ein Spaltungs- und Fäulnissproduct des Eiweisses (auch in altem Käse [τυρός]); krystallisirt in feinen seideglänzenden Nadelgarben; im Harn nur unter pathologischen Verhältnissen gefunden. Durch Fäulniss entsteht daraus (siehe oben) para-Hydrocumarsäure.



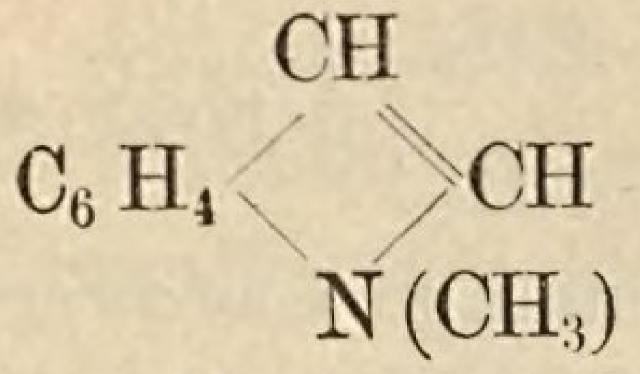
Inosit $C_6H_{12}O_6$ (Muskel-, Bohnenzucker, Phaseomannit), identisch mit Dambose, kommt in den Muskeln, fast allen Organen und in pathologischen Harnen vor, schmeckt süss, ist optisch inactiv, reducirt nicht und ist der Milchsäuregährung fähig. Er ist ein 6werthiger Alkohol mit geschlossenem C-ring ($C_6 \cdot (OH)_6 \cdot H_6$ = Hexahydro-hexaoxybenzol = Hexaoxy-hexamethylen.)

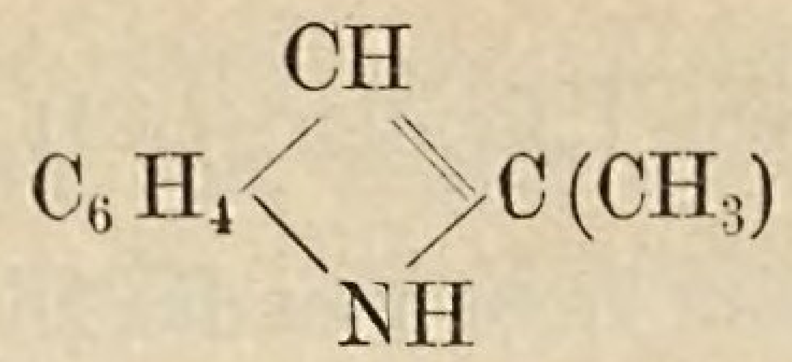
Reaction: Setzt man zu Inosit HNO_3 und verdampft bis fast zur Trockne, fügt nun ammoniakalische Chlorcalciumlösung zu, so zeigt sich bei abermaligem Abdampfen rosenrothe Färbung.

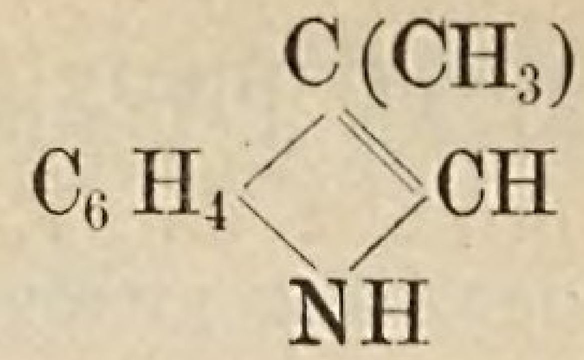
c) Benzopyrrolgruppe:

Pyrrol  Benzopyrrol 

= **Indol**; es hat einen eigenthümlichen Naphthylaminähnlichen Geruch, entsteht bei der durch Bakterien hervorgerufenen Eiweissfäulniss m Darm. Von den Methylsubstitutionsproducten des Indols

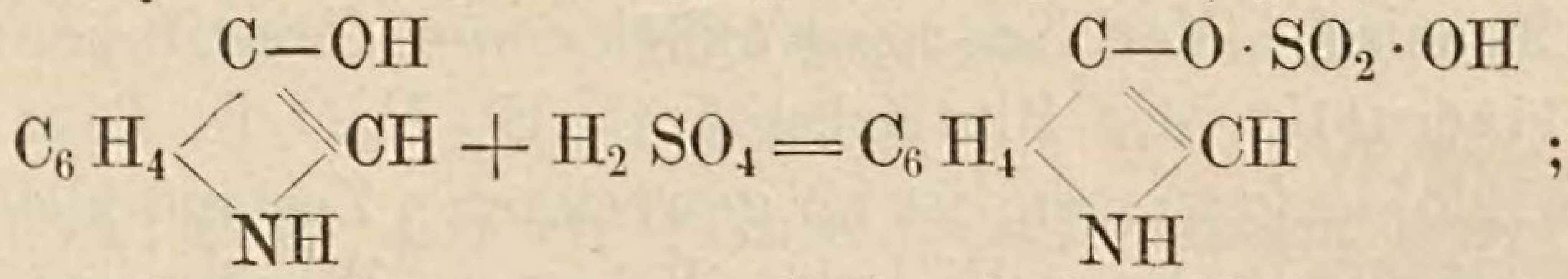

n. Methylindol


α. Methylindol
s. Metylketol

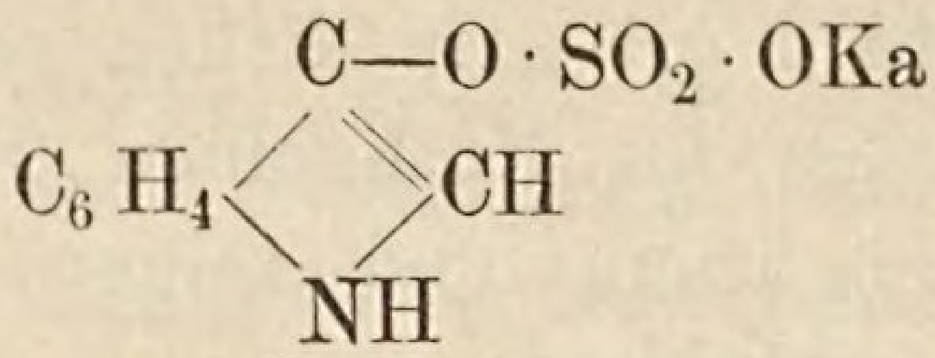

β. Methylindol
s. Skatol

kommt nur das letztere in den Fäces vor, denen es den charakteristischen Fäcalgeruch verleiht (denn auch das synthetisch dargestellte Skatol riecht fäcalartig).

Das **Harnindican** (nicht zu verwechseln mit dem Pflanzenindican, einem Glucosid des Indigos) ist **Indoxylschwefelsaures Kalium.** Die Schwefelsäure verbindet („paart") sich nämlich im Organismus mit dem Indoxyl ebenso wie mit dem Phenol, Kresol, Brenzkatechin etc. nach Art der Aetherschwefelsäuren, d. h. saurer Alkylschwefelsäureester; es sind nicht, wie vielfach fälschlich angegeben wird, Sulfosäuren, in denen die Bindung am Schwefelatom erfolgt ist, sondern Verbindungen nach Art der Aethylschwefelsäure $C_2H_5{-}O \cdot SO_2 \cdot OH (C_2H_5 \cdot SO_4H)$

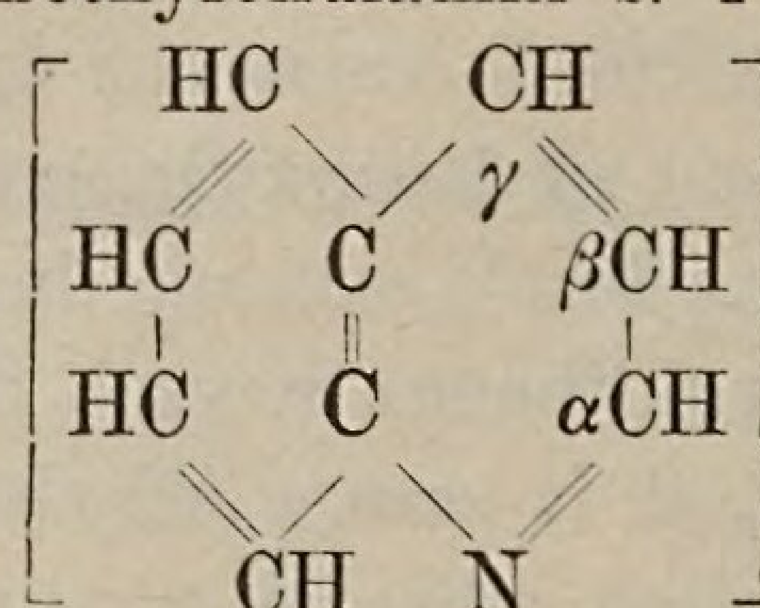

Indoxyl Indoxylschwefelsäure

das Kaliumsalz der Indoxylschwefelsäure hat demnach folgende Konstitution:


Indican

N a c h w e i s: Das Indikan des Harns spaltet und oxydirt sich bei Zusatz von conc. Salzsäure und einigen Tropfen einer oxydirenden Flüssigkeit (Chlorkalklösung oder Bromwasser) in Kaliumsulfat und **Indigo** $C_6H_4\langle^{CO}_{NH}\rangle C{=}C\langle^{CO}_{NH}\rangle C_6H_4$; durch Chlorkalk im Ueberschuss wird das Indigoblau zu gelbrothem Isatin $C_6H_4\langle^{CO}_{N}\rangle C \cdot OH$ oxydirt. Am reinsten erhält man den Indigo, wenn man den Harn zuerst mit $^1/_4$ seines Vol. einer $10\,^0/_0$ Bleiacetatlösung („Bleizucker") versetzt (wodurch viele störenden Substanzen gefällt werden), vom Niederschlag abfiltrirt und erst zu diesem Filtrat ca. die gleiche Menge conc. HCl und vorsichtig tropfenweise Chlorkalklösung fügt, so lange die auftretende Blaufärbung noch an Intensität zunimmt; den Indigo kann man dann mit Chloroform ausschütteln. Eine schon bei HCl-zusatz auftretende rothviolette Färbung zeigt Skatoxylschwefelsäure an.

d) Als Pentamethylen- („Penten“-) $\left[CH_2 \begin{matrix} / CH_2—CH_2 \\ \quad\quad | \\ \backslash CH_2—CH_2 \end{matrix}\right]$ derivat, bei dem der Ring gespalten ist, kann man das Diamidopentan s. **Cadaverin** = Pentamethylendiamin betrachten $CH_2 \begin{matrix} / CH_2—CH_2 \cdot NH_2 \\ \backslash CH_2—CH_2 \cdot NH_2 \end{matrix}$; es gehört zu den Ptomaïnen und tritt unter den Fäulnissprodukten des Fleisches bei der Leichenverwesung auf; ebenso das mit ihm isomere ungiftige **Neuridin** und das Tetramethylendiamin s. **Putrescin.**

e) Aus der Chinolin-  gruppe kommt nur die **Kynurensäure** eine β. oder γ. Oxychinolincarbonsäure im Hundeharn vor.

III. Organische Verbindungen unbekannter Constitution:

Das **Haematin,** der Blutfarbstoff $C_{32} H_{32} N_4 O_4 Fe$ lässt sich aus dem Haemoglobin gewinnen, ist im getrockneten Zustand blauschwarz, metallisch glänzend, krystallinisch. Es ist in Wasser und Alkohol unlöslich, löslich dagegen in wässrigen oder alkoholischen Säure- und Alkalilösungen, aber nur unter Zersetzung: die alkalischen Lösungen sind in dünnen Schichten grün, in dicken roth, zeigen im Spektrum einen Absorptionsstreifen im Rothgelben (zwischen C und D); die sauren Lösungen sind braun und zeigen vier Absorptionsstreifen (bei $\begin{matrix} \text{roth} & \text{gelb} & \text{grün} & \text{grünblau} \\ \text{C,} & \text{D,} & \text{E,} & \text{F} \end{matrix}$). Durch Reduktion entsteht aus Haematin das H a e m o c h r o m o g e n („reducirtes Haematin“), es ist auch aus dem reducirten Haemoglobin durch Säure und Hitzeeinwirkung bei Luftabschluss erhalten worden. (Zwei Absorptionsstreifen zwischen D und E und bei Eb).

N a c h w e i s: 1) Verreibt man etwas Blut mit Eisessig und ein paar Körnchen Na Cl und erwärmt, so bilden sich rothbraune rhombische Krystalle (Teichmann's Krystalle) von Haemin = salzsaurem Haematin. [$C_{34}H_{35}N_4FeO_5 \cdot HCl$ oder $C_{32}H_{30}N_4FeO_3 \cdot HCl$].

2) Im Harn (pathologisch) weist man Blutfarbstoff nach (Heller's Blutprobe): a) indem man mit Kalilauge erhitzt, sodass die Phosphate ausfallen und den Blutfarbstoff mit niederreissen. (Rotfärbung des Phosphatniederschlages.)

b) indem man den Harn mit Guajactinctur und Terpentinöl zu gleichen Theilen versetzt; bei Gegenwart von Blut tritt Blaufärbung auf.

Abkömmlinge des Haematins sind sämmtliche **Gallenfarbstoffe**; ihre Formeln deuten durch den relativ geringen Wasserstoffgehalt auf ringförmige Verkettung der C-atome in ihnen hin.

Bilirubin	$C_{32} H_{36} N_4 O_6$	ist identisch mit dem in alten Blutextravasaten aus dem Haematin entstehenden **Haematoïdin** = Cholepyrrhin, Bilifulvin, Biliphaein.
Biliverdin	$C_{32} H_{36} N_4 O_8$	
Bilifuscin	$C_{32} H_{40} N_4 O_8$	
Biliprasin	$C_{32} H_{44} N_4 O_{12}$	
Bilicyanin		
Choletellin	$C_{32} H_{36} N_4 O_{12}$	
Urobilin = (Hydrobilirubin)	$C_{32} H_{40} N_4 O_7$	bedingt hauptsächlich die braune Farbe der Faeces, findet sich aber auch constant im Harn, aus Haematin sowohl, als aus Bilirubin lässt es sich durch Behandlung mit nascirendem Wasserstoff darstellen.

Nachweis: a) Die Gallenfarbstoffe lassen sich in einer Flüssigkeit, z. B. in pathologischem Harn (bei Gelbsucht: „icterus"), nachweisen, wenn man dieselbe durch ein Doppelfilter filtrirt und auf die Innenseite des noch feuchten Filters einen Tropfen rohe Salpetersäure (HNO_3- und NO_2haltig) bringt; es entstehen concentrische Farbenringe, von aussen nach innen: grün, blau, violett, roth, gelb, den verschiedenen Oxydationsstufen entsprechend.

b) Urobilinhaltiger Harn in einem Reagenzglas mit 5 Tropfen 10% Chlorzinklösung versetzt, giebt bei Zusatz von Ammoniak so lange, bis das ausgefällte Zinkoxyd sich wieder löst, nach Abfiltriren von den ausfallenden Phosphaten **grüne Fluorescenz**.

Von den andern Farbstoffen: Melanin, Luteïn, Uro-erythrin, -xanthin, -melanin etc. ist nicht viel mehr bekannt als der Name.

Die **Eiweisskörper** oder **Proteïnstoffe**. Unter diesem Sammelnamen begreift man eine zahlreiche Gruppe von höchst complizirten chemischen Verbindungen aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Schwefel, welche gewisse gemeinsame Eigenschaften zeigen, sonst aber wohl von sehr verschiedener Zusammensetzung sind. Schon die procentische Zusammensetzung der verschiedenen, der Elementaranalyse unterworfenen Eiweissstoffe variiert zwischen weiten Grenzen:

Sie enthalten nämlich dem Gewichte (nicht etwa der Atomanzahl) nach:

C	ungefähr	50 —55	%
O	„	19 —25	%
N	„	15 —18	%
H	„	6,6— 7,3	%
S	„	0,5— 2,0	%

Da der Schwefelgehalt doch mindestens einem Atom entsprechen muss, so kann man schon aus dieser procentischen Zusammensetzung auf ein sehr hohes Molekulargewicht der Eiweissverbindungen schliessen. Ein Eiweissmolekül muss aus mehreren hundert Atomen der verschiedenen Elemente bestehen. Für das Hühnereiweiss ist die Formel aufgestellt worden: $C_{204} H_{322} O_{66} N_{52} S_2$.

Von der ausserordentlichen Complicirtheit der Zusammensetzung giebt auch die Mannigfaltigkeit der Zersetzungsproducte der Eiweisskörper Zeugniss. Von der Constitution derselben hat man daher noch keine Vorstellung, doch lassen sich einige allgemeine Vermuthungen wohl begründen. Bei jeder tiefgreifenden Spaltung eines Eiweisskörpers, wie sie z. B. durch Erhitzen mit starken Mineralsäuren oder Alkalien stattfindet, treten nämlich: Wasserstoff, Grubengas (CH_4), Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Schwefelsäure, Kohlensäure, Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure, Valeriansäure, Oxalsäure, Nitrile und vorzugsweise Amidosäuren der Fettreihe: Glycocoll, Leucin, Asparaginsäure, sowie Carbaminsäure auf, aber auch Benz-aldehyd (C_6H_5—CHO) Phenylalanin und Oxyphenylalanin (Tyrosin).

Bei der Fäulniss der Eiweisskörper entstehen ausser diesen Körpern noch Fettsäuren (z. B. normale und Isobuttersäure) und deren Aldehyde, Guanidin, Hypoxanthin, die sog. Ptomaïne, aromatische Säuren, (Phenylessigsäure, Phenylpropionsäure, Paraoxyphenylessigsäure, Paraoxyphenylpropionsäure etc.) Phenol, Parakresol, Indol und Skatol, sodass im Eiweissmolekul fast alle Verbindungstypen der organischen Chemie enthalten zu sein scheinen. Die Kohlenstoffatome sind also im Eiweiss theils in ringförmiger Benzolverknüpfung, theils in einfacher Verkettung aneinander gebunden. Die Stickstoffatome werden wohl schon im Eiweiss, wie in den genannten Zersetzungsproducten theils Amid-, theils Pyrrol-, theils Cyanartig mit den Kohlenstoffkernen verbunden sein.

Die Sauerstoffatome sind im Eiweissmolekul offenbar theilweise wie in der Carbonylgruppe (CO) mit beiden Valenzen an ein Kohlenstoffatom gebunden, so dass Säureradikale vorgebildet sind; zum Theil dienen sie unzweifelhaft zur Verknüpfung zweier verschiedenen Kohlenstoffkerne, so dass hydrolytische Spaltungen der Molekule an solchen Stellen stattfinden können; zum Theil gehören sie vielleicht endständigen Hydroxylgruppen von elektropositiver oder elektronegativer Natur an, so dass durch sie das Molekul vielleicht einer-

seits die basische Rolle eines Alkoholes, andererseits die einer Säure spielen kann. Verschiedene Eiweissarten verbinden sich in der That direct mit Metallen. (Magnesium-, Natriumglobulin der Paranuss oder des Kürbissamens etc.)

Da sich beim Kochen der Eiweisskörper mit Alkalien der Schwefel als Sulfid und Sulfat abscheidet, muss man ihn im Eiweiss in zweierlei Bindungen annehmen, 1) an Sauerstoff geknüpft, 2) unoxydirt.

Bei dieser Mannigfaltigkeit der Verknüpfung der verschiedenen Elementaratome im Eiweissmolekul ist verständlich, dass es eine ganz hervorragende Rolle im Haushalte spielen kann. Da schon die verschiedenartigsten Kohlenstoffkerne darin vorgebildet sind, so können durch einfache Umlagerung und Spaltung wahrscheinlich alle Bestandtheile des Organismus, unter anderen auch Fette und Kohlehydrate aus Eiweiss hervorgehen. Auch kann wahrscheinlich der eine Eiweisskörper aus dem andern leicht gebildet werden.

Eine hervorragende physikalische Eigenschaft aller Eiweisskörper, welche sie besonders zum Aufbau lebender Gewebe geeignet erscheinen lässt, besteht darin, dass sie mit grossen Wassermengen, die das 100 fache der Eiweissmenge betragen dürfen, festweiche, gallertartige Massen bilden können. Kein Eiweisskörper tritt in eigentlich gelöstem Zustande auf. Auch die ganz klaren Eiweisslösungen diffundieren nicht durch thierische Membranen, es sind Colloid-Substanzen. Nach der verschiedenen scheinbaren Löslichkeit scheiden sich die Eisweisskörper in

Albumine, die mit reinem Wasser klare Lösungen geben,

Globuline, die nur in verdünnten neutralen Salzlösungen (der Chloralkalien) löslich sind,

Alkali- und Säurealbuminate (Caseïne), die zur Lösung alkalisch reagirende Salzlösungen (der Alkalien) oder verdünnte Säuren benöthigen, bei der Neutralisation wieder ausfallen und in

Fibrine, die nur innerhalb der lebenden Gewebe sich flüssig halten.

Alle Eiweisskörper gerinnen in der Siedhitze bei neutraler oder schwachsaurer Reaction und reichlicher Anwesenheit neutraler Alkalisalze.

Von den pflanzlichen Eiweissstoffen sind einige an Na, Ag, Mg oder Cu gebunden krystallisirt erhalten worden. Von thierischen Eiweissstoffen hingegen hat bis jetzt nur das Haemoglobin krystallinisch dargestellt werden können. Die Eiweisskörper drehen links ca. —50°.

Allen Eiweisskörpern (Peptone ausgeschlossen) gemeinsam sind folgende Reactionen:

1) Mit einer HNO_2 haltigen Mercurinitratlösung ($Hg(NO_3)_2$) [*Millons Reagenz*] geben sie in der Kälte oder beim Erwärmen **Rosafärbung** (fleischroth) [Phenolgruppenreaction.]

2) Beim Erwärmen mit conc. HNO_3 **Gelbfärbung** (*Xanthoproteïnreaktion*) bei nachfolgender Neutralisation mit NH_3 dunkelgelbe-braune Färbung (noch bei 20000 facher Verdünnung brauchbare Reaction).

3) Eisessig-Eiweisslösung mit conc. H_2SO_4 versetzt, giebt eine *roth-violette* Färbung (*Adamkiewicz'sche* Reaction).

4) Mit Fehling'scher Lösung oder bei reichlichem Zusatz von Natronlauge und wenig verdünntem Kupfersulfat, in der Kälte **blauviolette** Färbung, die beim Kochen in Purpur übergeht (*Biuret*reaction, weil das Biuret eine ähnliche Farbenreaction giebt; diese Reaction gelingt bei salzfreiem Serumalbumin, sämmtlichen Albumosen und den Peptonen noch in einer Verdünnung von 1:10000, wenn man zu etwa 20 cbcm einer solchen durch Lauge alkalischen Lösung 1 Tropfen einer 2 % Kupfersulfatlösung zusetzt; beim Kochen tritt die Reaction sofort, in der Kälte erst nach einiger Zeit ein. Bei concentrirteren Lösungen muss man mehr $CuSO_4$ zusetzen. Die Albumosen (Propeptone) und Peptone geben keine violette, sondern *zwiebel- bis purpurrothe* Färbung.)

5) Mit Rohrzucker und concentrirter Schwefelsäure *rothe* Färbung, die bei Luftzutritt dunkelviolett wird (E. Schultzes Reaction).

Eiweiss wird *gefällt*:

a) durch Kochen in neutralen oder schwach sauren nicht salzfreien Lösungen z. B. mit sehr verdünnter Essigsäure oder verdünnter Salpetersäure.

b) in der Kälte durch:

1) Gepulverte Potasche (K_2CO_3).

2) Concentrirte Lösungen von Metallsalzen: Glaubersalz (Na_2SO_4), Ammoniumsulfat $(NH_4)_2SO_4$, Magnesiumsulfat (Bittersalz $MgSO_4$), Sublimat ($HgCl_2$), Bleizucker ($Pb(C_2H_3O_2)_2$) etc.

3) Brückes Reagenz: Mercurijodid (HgJ_2)-Jodkaliumlösung und Salzsäure (weisser Niederschlag; bei 20000 facher Verdünnung noch Trübung).

4) Alkohol (weisser flockiger Niederschlag).

5) Carbolsäure oder Gerbsäure [= Digallussäure $C_6H_2(OH)_3 \cdot CO \cdot O \cdot C_6H_2 \cdot (OH)_2 \cdot COOH$] in essigsaurer Flüssigkeit, wenn nicht ganz salzfrei.

6) Essigsäure und Ferrocyankalium $Cy_6K_4Fe \left[Fe \begin{matrix} (C_3N_3) \begin{matrix} K \\ K \end{matrix} \\ (C_3N_3) \begin{matrix} K \\ K \end{matrix} \end{matrix} \right]$;

(flockiger Niederschlag, bei 50000facher Verdünnung noch erkennbare Trübung).

7) Durch Phosphorwolfram- und Phosphormolybdänsäure bei Gegenwart freier Mineralsäuren.

Für die Harnuntersuchung sind folgende Reactionen geeignet:

1) Die Millon'sche Reaction,

2) die Adamkiewicz'sche Reaction in folgender Modifikation. Man fällt das Eiweiss durch absoluten Alkohol aus, filtrirt, lässt den Niederschlag auf dem Filter trocknen, löst ihn dann mit Eisessig und lässt die Lösung in concentrirte Schwefelsäure eintropfen (intensiv violette Färbung),

3) die Biuretprobe,

4) die Kochprobe; bei deutlich saurem Harn ohne Säurezusatz, sonst mit Ansäurung durch wenig sehr verdünnte Essigsäure.

5) Salpetersäureprobe: a) Das Eiweiss im Harn fällt auch durch Salpetersäure in der Kälte aus; am empfindlichsten ist diese Reaction beim Ueberschichten von Harn über concentrirte Salpetersäure, wobei sich an der Berührungsstelle ein Niederschlagsring bildet (in concentrirten Harnen etwas oberhalb der Berührungszone ein Niederschlagsring von Harnsäure); (Heller's Probe) b) Kochen mit verdünnter Salpetersäure.

6) die Ferrocyankalium-Essigsäureprobe (sehr empfindlich).

Auf die oben aufgestellten Haupteiweissarten vertheilen sich die bis jetzt bekannten Eiweisskörper in folgender Weise:

I. Zu den eigentlichen **Albuminen** (löslich auch in salzfreiem Wasser, bei 60—70° in neutraler und schwachsaurer Lösung gerinnend) gehören: Serumalbumin, Eieralbumin, Muskelalbumin.

II. Zu den **Globulinen** (in Wasser unlöslich, löslich in verdünnter Kochsalz- oder Magnesiumsulfatlösung, fällbar durch stärkere Verdünnung mit Wasser oder Einleiten von Kohlensäure, durch Sättigung der Magnesiumsulfatlösung und Erwärmung auf 30°, durch Erhitzen ihrer Lösung in verdünnter Kochsalzlösung auf 75°) gehören: Vitellin (im Eidotter), Linsenglobulin (in der Linse des Auges), Myosin, die sogenannte fibrinogene Substanz (Metaglobulin) und die fibrinoplastische Substanz (Paraglobulin, Serumglobulin, Blut- oder Serumcaseïn).

III. **Alkali- und Säurealbuminate** (unlöslich im Wasser oder neutralen Salzlösungen, löslich in alkalischen bezw. sauren Lösungen, fällbar durch Neutralisation, gerinnen in ihren Lösungen nicht durch Hitze), dazu gehören: das Caseïn der Milch (durch verdünnte Essigsäure und das Labferment bei 40° fällbar) und die (künstlichen) sogenannten Alkalialbuminate, sowie das Acidalbumin (Syntonin, Säurealbumin, Parapepton).

Fibrin quillt in verdünnten Säuren und Sodalösung zu Acidalbumin bezw. Alkalialbuminat auf, zerlegt lebhaft Wasserstoffsuperoxyd (H_2O_2) in H_2O und O).

Metalbumin (Pseudomucin) und Paralbumin kommen nur in pathologischen Flüssigkeiten vor; ersteres giebt mit Alkohol fasrige Fällung, beim Kochen mit verdünnten Mineralsäuren Abspaltung einer kupferoxydreducirenden Substanz; letzteres bildet fadenziehende Lösungen, die durch Alkohol gefällt werden. Nach langem Stehen in Alkohol wird die Löslichkeit des Paralbumins in Wasser grösser, durch Hitze fällt es nur unvollkommen aus.

Bei der Verdauung durch den Magensaft (Pepsin und Salzsäure) verwandeln sich die Eiweisskörper in **Peptone**. Zunächst entsteht **Acidalbumin**, das in **Anti-** und **Hemialbumose** („Propepton") zerfällt. Die Antialbumosen sind wenig untersucht. Die Hemialbumosen sind in kaltem Wasser unlöslich, löslich hingegen in heissem Wasser, verdünnten Alkalien und Säuren und in kochenden Salzlösungen, sind aus ihren Lösungen nicht fällbar durch Siedehitze, wohl aber durch Essigsäure und Sättigung mit festem Kochsalz oder Ferrocyankalium und durch Salpetersäure nach Kochsalzsättigung in der Kälte (der Niederschlag durch Essigsäure nach Sättigung mit Steinsalz löst sich beim Erwärmen, aber nur wenn genügend Essigsäure zugesetzt wurde, während umgekehrt Essigsäure im Ueberschuss den Niederschlag überhaupt nicht zu Stande kommen lässt. Der Niederschlag mit Essigsäure und Ferrocyankalium löst sich auch beim Kochen nicht).

Die Hemialbumose zeigt noch die Biuretreaction, ist wenig diffusibel und wird durch Ammoniumsulfat gefällt. (Die Hemialbumosen werden noch unterschieden in 1) Protalbumose durch Steinsalz (festes NaCl) im Ueberschuss fällbar, in kaltem und heissem Wasser löslich; 2) Heteralbumose durch NaCl-Ueberschuss fällbar, in kaltem und siedendem Wasser unlöslich, in concentrirten und verdünnten Salzlösungen löslich, 3) Dysalbumose ebenso, aber auch im Salzwasser unlöslich; 4) Deuteroalbumose durch NaCl-Ueberschuss nicht fällbar, wohl aber durch NaCl und Säuren, in Wasser löslich. — Alle Albumosen werden gefällt durch Sättigung mit Ammoniumsulfat, durch Gerbsäure, durch Jodquecksilber-Jodkalium in schwachsaurer Lösung, durch überschüssige Pikrinsäure, durch Phosphorwolfram- und Phosphormolybdänsäure (die Proto- und Heteroalbumosen vollständig).

Nachweis der Hemialbumosen im Harn oder Mageninhalt: Die Flüssigkeit wird mit einigen Tropfen Essigsäure und $^1/_6$ Volum concentrirte Kochsalzlösung versetzt und gekocht. Vom Eiweissniederschlag wird heiss abfiltrirt. Eine Trübung beim Erkalten, bei noch-

maligem Kochsalz- oder schwefelsaurem Ammonzusatz zeigt die Gegenwart von Hemialbumosen an.

Aus der Anti- und Hemialbumose werden durch weitere Verdauung **Anti- und Hemipeptone.** Das Hemipepton zerfällt durch das peptische Pankreasferment (Trypsin) weiter in Leucin und Tyrosin, das Antipepton aber wird dadurch **nicht** weiter verändert.

Es giebt verschiedene Peptone. Das aus Serumalbumin entstehende Pepton enthält

C 51,4 %
O 23,1 %
N 16,1 %
H 7,2 %
S 2,1 %

entfernt sich also nicht wesentlich von der procentischen Zusammensetzung der entsprechenden Eiweisskörper.

Die **Peptone** sind im Wasser wirklich löslich (theilweise auch in Alkohol „Alkophyr") diffusibel und filtrabel, linksdrehend. Mit Eiweiss sind ihnen noch gemeinsam folgende Reactionen:

1) die Millonsche Reaction,
2) die Xanthoproteïnreaction,
3) die Biuretreaction,
4) die Fällung durch Sublimat (aber nur unvollständig),
5) die Fällung durch Gerbsäure; Gerbsäure im Ueberschuss löst aber den Peptonniederschlag.

Sie unterscheiden sich vom Eiweiss durch folgende Reactionen:

1) Sie werden nicht gefällt durch Hitze oder Mineralsäuren,
2) sie werden nicht gefällt durch Metallsalze; nur unvollständig durch das Sublimat und basisch-essigsaures Blei,
3) nicht gefällt durch Ferrocyankalium und Essigsäure,
4) nur unvollständig (selbst in concentrirten Lösungen) gefällt durch Alkohol,
5) sie werden nur unvollständig gefällt durch Phosphorwolfram-, Phosphormolybdän- und Pikrinsäure,
6) sie werden durch Gallensäuren gefällt.

Nachweis des Peptons im Harn: Nach Entfernung des Eiweisses durch Kochen mit Essigsäure wird im Filtrat mit dem dreifachen Volum Alkohol das Pepton gefällt, in Wasser gelöst und durch die Biuretprobe etc. erkannt (ungenau), oder zu 500 cbcm Harn werden 10 cbcm concentrirte Natriumacetatlösung und Eisenchlorid tropfenweise bis zur bleibenden Rothfärbung zugesetzt, dann wird die Flüssigkeit durch Kalilauge bis zu schwach saurer oder neutraler Reaction

gebracht, gekocht, kalt filtrirt, das Filtrat eingedampft und mit den gewöhnlichen Peptonreactionen geprüft.

Die Verwandlung der Eiweisskörper in Peptone ist offenbar eine hydrolytische Spaltung. Man hat demnach anzunehmen, dass im Eiweissmolekül zwei oder mehrere Peptonmolekule unter Wasseraustritt (anhydrisch) verknüpft sind, dass somit die Eiweisskörper Anhydride der Peptone sind und es ist in der That bereits gelungen, umgekehrt wie bei der hydrolytischen Eiweissspaltung durch Fermente etc. aus den Peptonen durch Wasserentziehung Eiweisskörper wieder aufzubauen.

Die geronnenen Eiweissmodificationen scheinen hinwiederum die Anhydride der gelösten zu sein, wenigstens gehen die geronnenen Modificationen bei der hydrolytischen Spaltung stets zuerst in die gelösten über.

Das **Haemoglobin** (Haematoglobulin oder Haematokrystallin) krystallisirt aus lackfarbig gemachtem Blut beim langsamen Verdunsten in doppeltbrechenden rhombischen Tafeln oder Prismen, die in auffallendem Licht scharlachroth, in durchfallendem Licht bläulichroth erscheinen. Es ist in Wasser (leichter noch in dünnen Alkalien) löslich, unlöslich in Chloroform Aether oder Alkohol. Dasselbe ist ein noch complicirter als die Eiweisskörper zusammengesetzter Stoff, denn es zerfällt durch Einwirkung von Säuren, Alkalien, Hitze, alle Eiweiss coagulirenden Agentien und Ozon in Haematin und Globulin (siehe S. 241).

Die Albuminoïde: Zu diesen Stoffen rechnet man vor Allem die anhydridartigen **Collagene** und **Chondrogene**, die beim Kochen Knochen- und Knorpelleim gebenden Substanzen; mit den Eiweisssubstanzen haben sie gemeinsam, dass sie gleichfalls hochmolekulare N- und S-haltige Colloïdstoffe sind und in einer gelösten und einer geronnenen Modification auftreten. Während aber die Eiweissstoffe als Körperbestandtheile stets in der gelösten Modification auftreten und durch Siedhitze (unter gewissen Bedingungen) in die geronnene übergehen, finden sich die leimgebenden im Körper nur in der geronnenen und gehen gerade durch Kochen in die flüssige Form über; auch hier scheint übrigens die Verflüssigung eine Hydratbildung zu sein.

Die **Leimsubstanzen** werden durch Mineralsäuren nicht gefällt; sie sind etwas C-ärmer und O-reicher als die Eiweisskörper, stellen also Spaltungs- und Oxydationsproducte derselben dar. Namentlich fehlen unter ihren Zersetzungsproducten die C-reichen Kerne: Tyrosin etc. Sie geben daher auch nicht mehr die Millonsche Reaction.

Von ihrer Zusammensetzung im Vergleich mit den Eiweisskörpern giebt folgende Tabelle eine ungefähre Vorstellung:

	Glutin	Chondrin	Eiweiss
C	49—51 %	48—50 %	50—55 %
O	25—26 %	29—31 %	19—24 %
N	17—18,4 %	14 %	15—19 %
H	6,5—6,6 %	6,6—6,8 %	6,6—7,3 %
S	0,6 % (?)	0,4—0,6 % (?)	0,3—2,4 %

Glutin. (Knochen-Bindegewebsleim, Gelatin) aus Bindegewebe (Sehnen), Haut und Knochen durch Auskochen mit Wasser erhalten; quillt in kaltem Wasser, löst sich beim Kochen, gesteht beim Erkalten zu einer Gallerte. Durch concentrirte Essigsäure oder langes Kochen mit verdünnter Salpetersäure oder Verdauen wird es in einen peptonähnlichen, nicht mehr gelatinirenden Zustand überführt (flüssiger Leim); durch Gerbsäure oder Sublimat wird Glutin gefällt. Beim Kochen mit verdünnter Schwefelsäure entsteht Glycocoll, Leucin und andere Amidofettsäuren. Bei trockener Destillation bilden sich Pyrrol und Pyridinbasen (übler Geruch beim Verbrennen). Vielleicht ist das Glutin ein Condensationsproduct des Amidoacroleïns (Amidoallylaldehyd) $CH(NH_2)=CH-CHO$. —

Chondrin (Knorpelleim), dem ersteren sehr ähnlich, wird aber aus der wässerigen Lösung durch die meisten Metallsalze (Alaun, Bleiacetat etc.) gefällt, nicht aber durch Sublimat. Beim Kochen mit verdünnter Salpetersäure entsteht aus dem Chondrin nur Leucin, kein Glycocoll; bei langem Kochen soll ein reducirendes Kohlehydrat (Dextrose [?] oder thierisches Gummi [?]), entstehen, sodass man das Chondrin als ein stickstoffhaltiges Glycosid anzusehen hätte.

Zu den Leimstoffen rechnete man früher auch das **Elastin**, den Hauptbestandtheil des elastischen Gewebes und Rückstand des Bindegewebes nach Ausziehung aller löslichen Bestandtheile desselben; es ist ohne Zersetzung nicht löslich, liefert viel Leucin, etwas Tyrosin, Glycin und Ammoniak, soll schwefelfrei sein. C 55,5 %, O 20,5 %, N 16,7 %, H 7,4 %.

Ebenso zählte man früher zu den Leimstoffen das

Keratin, den Hornstoff. In der Epidermis, den Haaren und Nägeln etc. enthalten. Es ist nur in kochenden Aetzalkalien löslich, unterscheidet sich von Eiweiss durch hohen Schwefelgehalt (bis zu

5 %), von Leim dadurch, dass Tyrosin sich aus ihm abspalten lässt. C 50–52 %, O 21–25 %, N 16–18 %, H 6,4–7,0 %, S. 1–5 %.

Mucin (Schleimstoff) findet sich in den schleimigen Secreten und im embryonalen Bindegewebe (z. B. der Wharton'schen Nabelstrangsulze); es ist löslich in Alkalien und alkalischen Erdsalzlösungen, unlöslich in Wasser; in Wasser zu „Schleim“ aufquellend, gerinnt beim Kochen nicht, ist fällbar durch Alkohol, Essigsäure und Mineralsäuren (wenn nicht letztere im Ueberschuss). Bei der Spaltung tritt Leucin und viel (7 %) Tyrosin, sowie etwas thierisches Gummi auf. Es lässt sich filtriren.

Nucleïne. Unter dem Namen Nucleïne fasst man eine Gruppe unter sich ähnlicher N- und P-haltiger organischer Verbindungen zusammen, die sich in allen Geweben, namentlich aber in den Kernen finden; sie sind löslich in Alkalien, unlöslich in Alkohol, Aether, Wasser und verdünnten Mineralsäuren; beim Kochen mit Wasser, Alkalien oder Säuren spaltet sich der P stets in Form von Phosphorsäure ab (3,2–9,6 %). Manche Nucleïne verbinden sich mit Eiweiss (**Nucleo-albumine**), von dem sie durch Verdauung, wobei das Eiweiss peptonisirt wird, sie selbst aber nicht angegriffen werden, getrennt werden können. Bei tieferer Spaltung treten Hypoxanthin, Guanin und Adenin auf. Im Eidotter findet sich auch ein eisenhaltiges Nucleïn (**Haematogen**), vielleicht die Vorstufe des Haemoglobin. C 42 %, O 31 %, N 15 %, H 5,1 %, SO 55 %, FeO 29 %.

Amyloid giebt mit Jod eine stärkeähnliche Reaction, es wird r o t h b r a u n bis v i o l e t t, mit Jod und Schwefelsäure b l a u; es ist ein Eiweisskörper, dessen Spaltungsproducte noch unbekannt, unlöslich in Wasser, unverdaulich, nur schwer durch Alkalien oder Säuren in Albuminate zu verwandeln.

Cerebrin ($C_{17}H_{33}NO_3$) ist ein aus dem Nervenmark dargestelltes Gemenge von 3 verschiedenen Stoffen („Cerebrin, Homocerebrin, Encephalin“), in Wasser unlöslich, in heissem Alkohol löslich; durch Kochen mit Säuren spaltet sich aus ihm unter Anderem eine links drehende, nicht gährungsfähige Zuckerart ab, das Cerebrin wäre somit als ein N-haltiges Glucosid zu betrachten. P r o t a g o n ist wahrscheinlich ein Gemenge von Cerebrin und Lecithin.

C. Fermente.

Ueber die Zusammensetzung der ungeformten Fermente weiss man noch wenig, doch scheinen sie k e i n e Eiweissstoffe zu sein, sondern diesen nur innig anzuhängen; sie sind alle in Wasser, die meisten auch in Glycerin löslich, werden durch Alkohol niedergeschlagen, und werden im feuchten Zustand durch Erhitzen auf mehr als 70°

zerstört, während sie trocken Erhitzung bis gegen 150—160° vertragen. Gewisse Fermente diffundiren nicht durch Membranen und werden durch voluminöse Niederschläge leicht mit niedergerissen.

Die Fermente zerfallen in zwei Hauptgruppen:

a) die auf jedes einzelne Molekul wirkenden **Verflüssigungsfermente** (hydrolytische s. S. 381 u. 384).

1) Die zuckerbildenden (diastatischen) Fermente im Speichel (Ptyalin), im Pankreassaft (Pankreasdiastase) und in der Leber (angeblich auch im Blut, Chylus, Galle, Darmsaft, Milch und Harn).

2) Die peptischen Fermente: im Magensaft (Pepsin), im Pankreassaft (Trypsin), (angeblich auch im Darmsaft, in den Muskeln und im Harn).

3) Das fettspaltende Ferment im Pankreassaft.

b) die auf die ganze Masse fernewirkenden **Gerinnungsfermente**, bei denen nicht jedes Molekul der gerinnenden Substanz mit einem Fermentmolekul in Berührung zu kommen braucht.

1) Das Blutgerinnungsferment: im Blut, Chylus und Lymphe.

2) Das Milchgerinnungsferment: im Magen (Lab).

Entwickelungsgeschichte.

Bearbeitet von

Dr. Oskar Schultze.

Unsere Kenntnisse von der Entwickelung des Menschen sind, da uns meistens nur ein glücklicher resp. unglücklicher Zufall das Untersuchungsmaterial in die Hände spielt, in mancher Beziehung noch recht lückenhaft. Wir sind deshalb darauf angewiesen, dasjenige, was uns bezüglich der menschlichen Entwickelungsgeschichte noch unbekannt ist, aus der leichter dem Forscherblick zugänglichen Entwickelung der im Bau mit dem Menschen im wesentlichen übereinstimmenden Säugethiere zu ergänzen.

Die Entwickelung des Menschen beginnt mit der Befruchtung, d. h. mit dem Augenblick der Verschmelzung des männlichen Zeugungselementes, des Samenkörperchens (Spermatozoon) mit dem weiblichen, dem Ei. Ursprünglich eine Zelle, hat das $0{,}05^{mm}$ lange Samenkörperchen mit der Anpassung an seine Function die deutliche Zellennatur verloren; um das Ei im weiblichen Genitalkanal auffinden zu können, ist es mit einem ausgiebigen Bewegungsorgan, dem Schwanz, ausgestattet. Dieser treibt durch seine wellenförmigen Bewegungen die vorderen Theile des Samenkörperchens, welche Mittelstück und Kopf benannt sind, vorwärts, bis das Spermatozoon zu seinem Ziele gelangt ist.

Die kugelförmige, von einer porösen Hülle, der *Zona pellucida*, umschlossene Eizelle (Durchmesser $0{,}2^{mm}$) enthält einen Kern, das Keimbläschen, welcher meistens nur ein Kernkörperchen, den Keimfleck, einschliesst. In das Protoplasma der Eizelle sind zahlreiche Dotterkörner eingelagert.

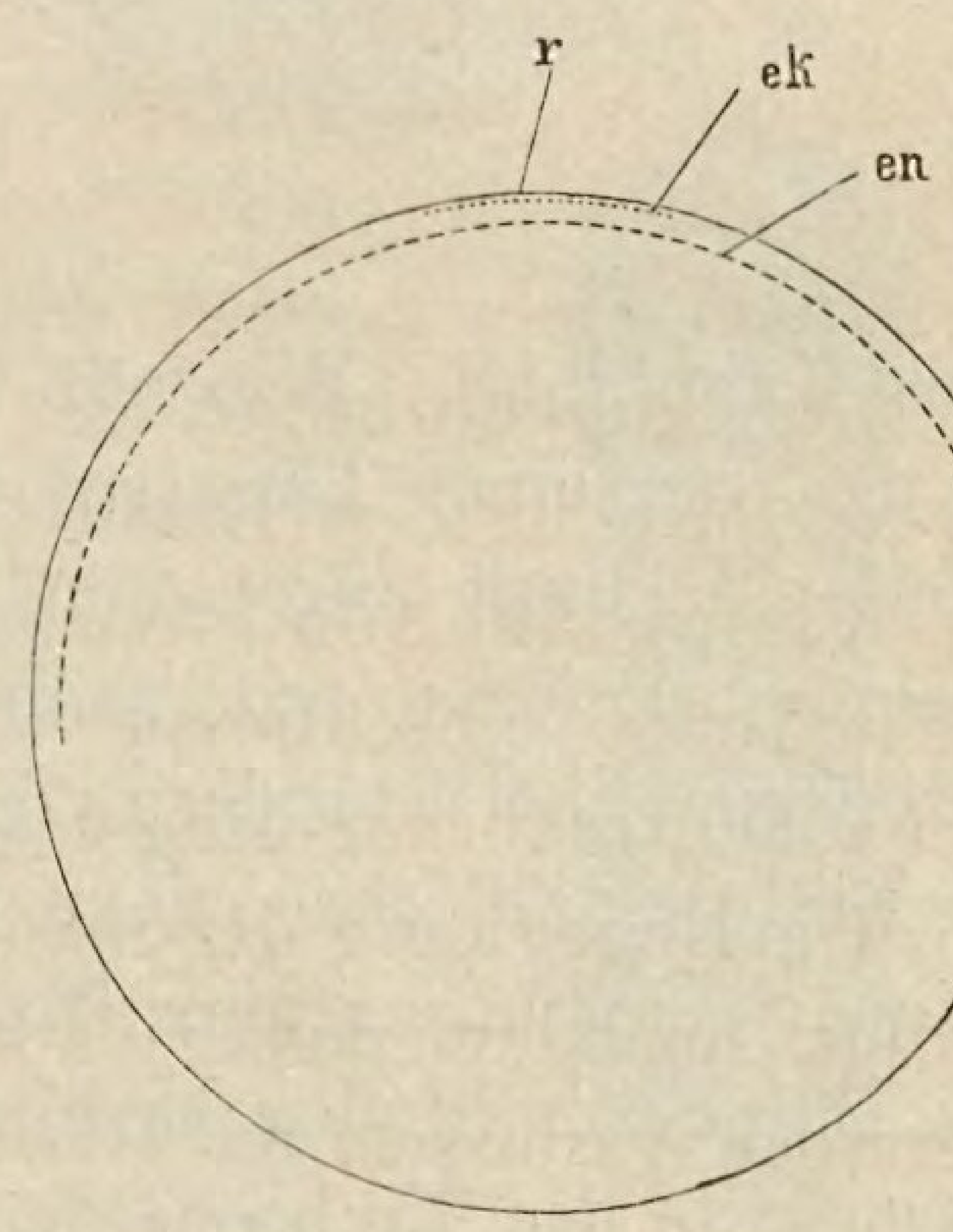
Die Begegnung des männlichen und weiblichen Zeugungselementes erfolgt, nachdem das Ei durch Bersten des Graaf'schen Follikels den Eierstock verlassen hat (Ovulationsvorgang), in dem Anfangstheil des Eileiters, in welchem die eingespritzten Samenkörperchen tage- vielleicht wochenlang ihre befruchtende Fähigkeit bewahren und das Ei erwarten. Ein Samenkörperchen dringt nun durch die *Zona pellucida*

des Eies ein; der Kopf gestaltet sich zu einem Zellkern, dem männlichen Vorkern (Spermakern). Zugleich macht das Ei typische Veränderungen durch, indem es auf dem Wege der Karyokinese zwei kleine Zellen, die Richtungskörperchen ausstösst. Das hierdurch bedeutend verkleinerte Keimbläschen heisst nun weiblicher Vorkern (Eikern). Hierauf vereinigen sich die beiden Vorkerne zu einem einzigen Kern, die Befruchtung hat ihr Ende erreicht, und aus dem Ei baut sich unter sofort beginnender und immer fortgesetzter Zelltheilung allmählich der Organismus mit seinen Millionen von Zellen auf.

Die ersten Zelltheilungsstadien werden unter dem Namen der Furchung zusammengefasst, weil die Oberfläche des sich theilenden Eies naturgemäss von Furchen durchzogen ist. Die erste Theilung ist eine Zweitheilung, daran schliesst sich der Zerfall in 4, 8, 16 u. s. w. Zellen, bis das ganze Ei innerhalb der Zona pellucida in einen aus zahlreichen sogenannten Furchungskugeln zusammengetzten Haufen umgestaltet ist. Es ist inzwischen langsam durch die von den Epithelien erzeugte Flimmerbewegung in dem engen Eileiter nach abwärts gerückt und in dem weiten Uterus angelangt.

Jetzt wächst das Ei ausserordentlich, sodass es bald eine Grösse von mehreren Millimetern im Durchmesser erreicht. Es geschieht dies vor allem durch excentrisch im Inneren auftretende Ansammlung einer eiweissreichen Flüssigkeit. Hierdurch wird die Kugel zu einer durchscheinenden Blase, der Keimblase, umgestaltet, deren Wand aus einer einfachen Lage abgeplatteter Zellen, dem primitiven Ektoderm, besteht (Fig. 50 *r*). Dieses ist aus den oberflächlichen Furchungskugeln hervorgegangen. Die ursprünglich mehr central gelegenen Zellen lagern sich der Innenfläche der Blase an und bilden einen in den Hohlraum vorspringenden abgeflachten Höcker. Derselbe zerfällt bald in zwei einschichtige, sich ausbreitende Zellenlagen, in eine äussere, mit dem primitiven Ektoderm verbundene Lage, das bleibende Ektoderm (äusseres Keimblatt (Fig. 50 *ek*) und in eine innere, das Entoderm (inneres Keimblatt Fig. 50 *en*), dessen Zellen sich zu platten Elementen gestalten.

Fig. 50.



Das Entoderm dehnt sich von seinem freien Rande her allmählich an der ganzen Innenfläche der Keimblase aus, bis es, schliesslich

an dem gegenüberliegenden Pole angelangt, eine von dem primitiven Ektoderm rings umschlossene Blase darstellt. Das bleibende Ektoderm dagegen bleibt auf die Stelle seiner Entwickelung beschränkt und geht am Rande continuirlich in das primitive Ektoderm über. Die Gegend des bleibenden Ektoderms bezeichnet, wie leicht ersichtlich, eine dickere Stelle in der Keimblasenwand, welche undurchsichtig und bei auffallendem Lichte weiss erscheint. Hier tritt bald darauf die erste Spur des Embryo auf, und deshalb wird diese Stelle Embryonalfleck (*Area embryonalis* Fig. 51 *ef*) genannt. Derselbe nimmt unter beständiger Volumzunahme der Keimblase allmählich eine birnförmige Gestalt an; an der breiteren Seite entsteht der Kopf, an der entgegengesetzten das Hinterende des Embryo. Von der letzteren aus sieht man nach der Kopfgegend hin einen Längsstreifen auswachsen, den Primitivstreifen (*pr*). Er stellt die erste Andeutung der Längsaxe dar, ist jedoch kein bleibendes Organ; seine Bedeutung liegt vielmehr nur in der Bildung des Mesoderms (mittleres Keimblatt).

Fig. 51.

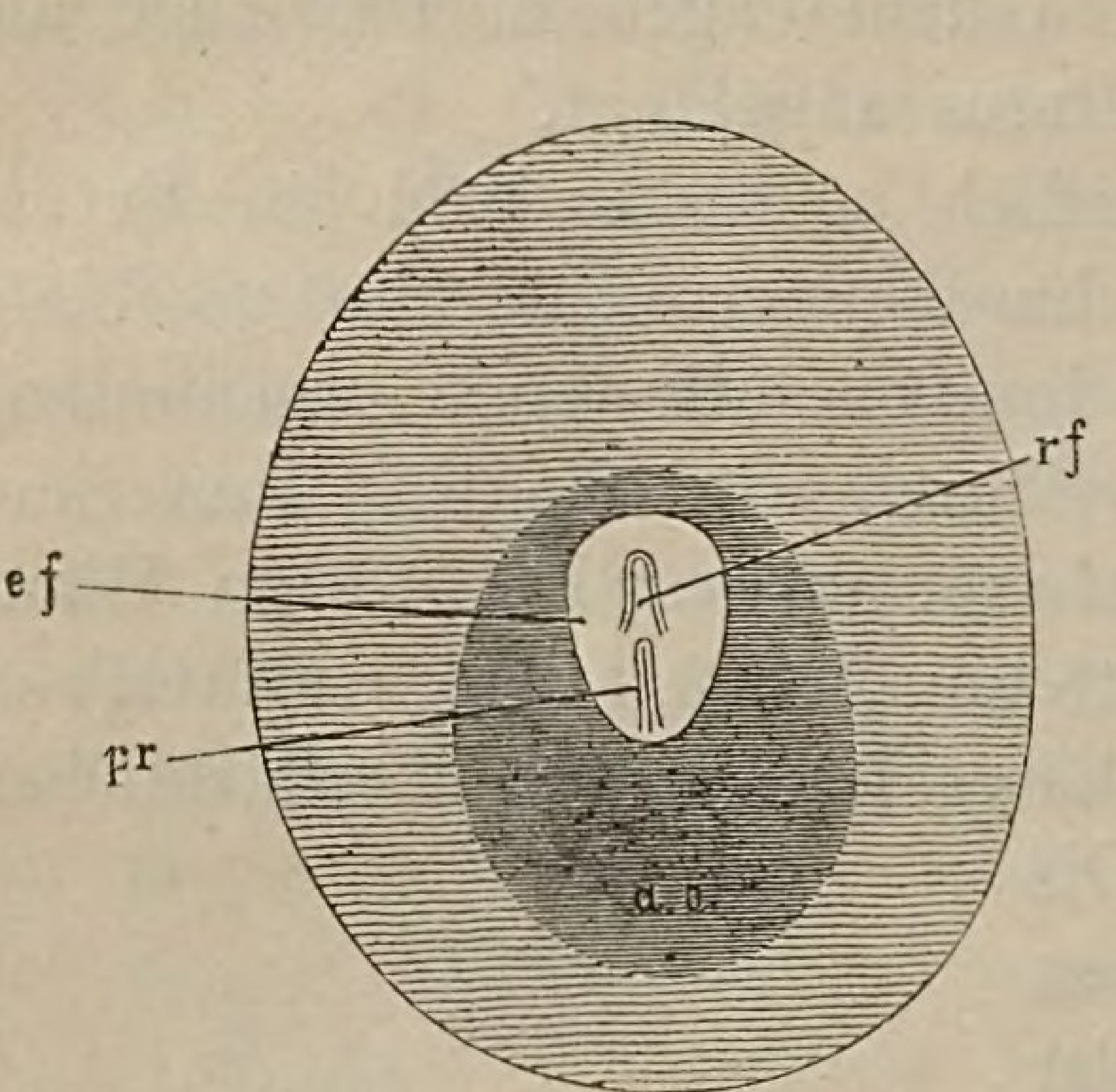
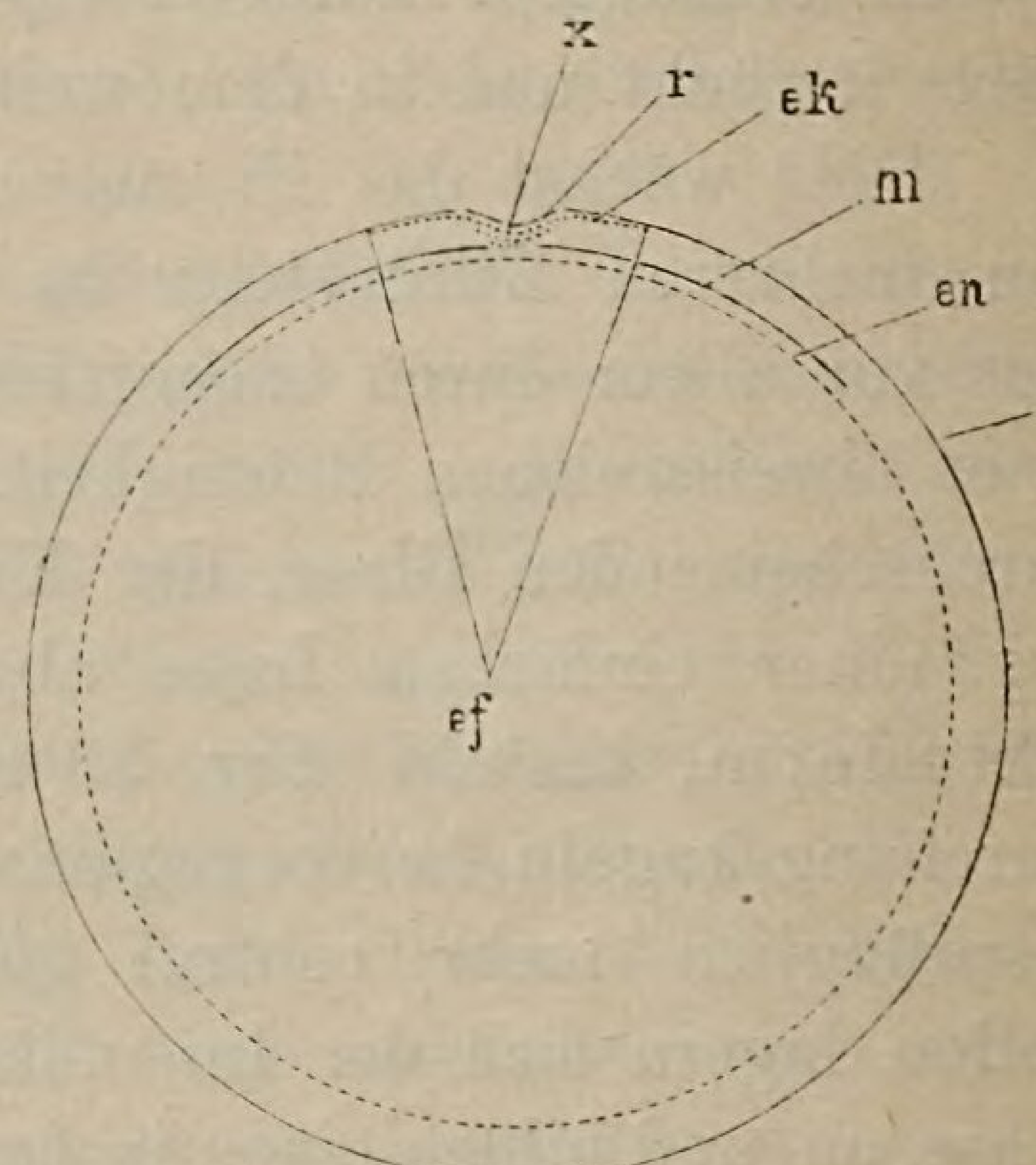


Fig. 52.



Wie aus Querschnitten hervorgeht (siehe Fig. 52), ist der von einer Längsrinne, der Primitivrinne (*x*), durchzogene Streifen bedingt durch eine lineare Verdickung des Ektoderms. Von dieser aus wächst nun nach allen Seiten das Mesoderm frei zwischen Ektoderm und Entoderm hinein und zwar anfangs nur im Bereich des Embryonalfleckes, dann aber auch über diesen hinaus, sodass bei Flächenbetrachtung der Blase ein freier Rand des Mesoderms durch das Ektoderm hindurchschimmert. Die Gesammtzone des Mesoderms ausserhalb des Embronalfleckes wird Area opaca Fig. 51 (*a o*) genannt. Das Mesoderm wächst unter beständiger Vorschiebung des freien Randes immer weiter, bis es später auch zu einer geschlossenen

Blase wird. Die Keimblase besteht jetzt im Bereich des Embryonalflecks 1. aus dem primitiven Ektoderm, welches dem 2. bleibenden Ektoderm dicht anliegt. Dieser hängt im Primitivstreifen fest zusammen mit 3. dem Mesoderm. Hierzu kommt 4. das Entoderm. Der übrige grössere Theil der Keimblase hat folgende Schichten: 1. Primitives Ektoderm. 2. Mesoderm. 3. Entoderm. Die Zellen des primitiven Ektoderms (Rauber'sche Deckzellen) verschwinden schliesslich im Bereich der Area embryonalis, so dass dann die Keimblase allenthalben nur aus drei Blättern besteht.

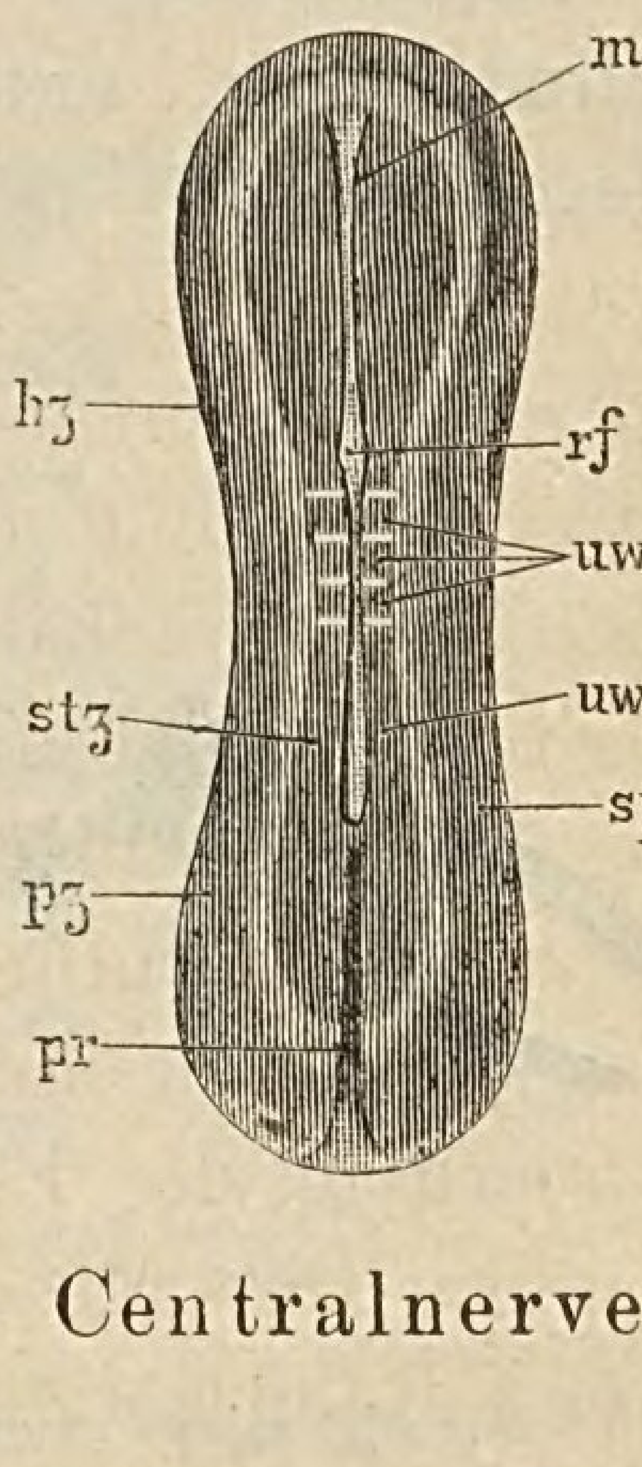
Die drei Blätter des Embryonalfleckes geben das Bildungsmaterial für den Aufbau des Embryo ab. Aus dem Ektoderm entstehen die Epidermis mit den Drüsenzellen der Talg-, Schweiss- und Milchdrüsen und den Haren und Nägeln, die Sinnesepithelien, die Augenlinse, das centrale und das periphere Nervensystem. Das Mesoderm liefert Blut und Bindesubstanzen, Gefässe und die lymphoiden Organe, glatte und quergestreifte Muskulatur und den Urogenitalapparat. Aus dem Entoderm endlich gehen das Epithel des Darmkanals und die Drüsenzellen der Anhangsdrüsen des Darmes (Lungen, Leber etc.) hervor.

Die drei Blätter jenseits des Embryonalfleckes werden zu den Hüllen des Embryo und des Dottersackes.

Die erste Anlage von Organen vollzieht sich an den drei Blättern folgendermassen:

Dicht vor dem Primitivstreifen erscheint sehr frühzeitig eine Furche, die Rückenfurche (Fig. 51, 54 und 55 *rf*), welche zugleich mit dem Embryonalfleck immer mehr in die Länge wächst, während der Primitivstreifen sich allmählich zurückbildet, da er seiner Bestimmung, das Mesoderm zu bilden, nunmehr enthoben ist. An seine Stelle tritt die sich nach hinten immer mehr ausdehnende Rückenfurche. Dieselbe wird seitlich begrenzt von zwei vorne bogenförmig in einander übergehenden Wülsten, den Rückenwülsten (Fig. 54 *r w* und Fig. 51). Querschnitte (Fig. 54) lehren, dass im Bereich der Rückenfurche das Ektoderm stark verdickt ist. Es führt hier jetzt den Namen Medullarplatte (Fig. 53 *m dp*). Dieselbe ist anfangs rinnenförmig und schliesst sich, indem die Rückenwülste sich mehr und mehr erheben und nach der Mitte hin zusammenlegen, zu einem Rohr, dem Medullarrohr (Fig. 56 *mr*), das ist die Anlage des Centralnervensystems.

Fig. 53.



Das Mesoderm des Embryonalfleckes, der mittlerweile eine sohlenförmige Gestalt angenommen hat, verdickt sich beiderseits von der Medullarplatte zu den Urwirbelplatten (Fig. 54 *uwp*) im Gegensatz zu den seitlichen dünneren Theilen, den Seitenplatten (*sp*). Bei der Flächenbetrachtung einer solchen Embryonalanlage unterscheidet man demgemäss die undurchsichtigere Stammzone (Fig. 53 *stz*), (Gegend der Urwirbelplatten) von der peripheren helleren Parietalzone (*pz*). Der in der Mittellinie gelegene Theil des

Fig. 54.

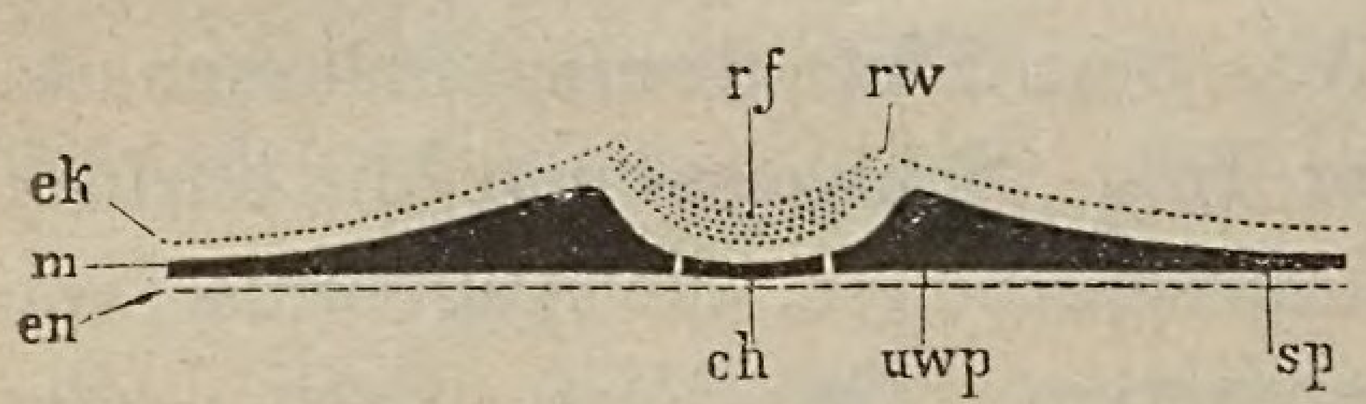
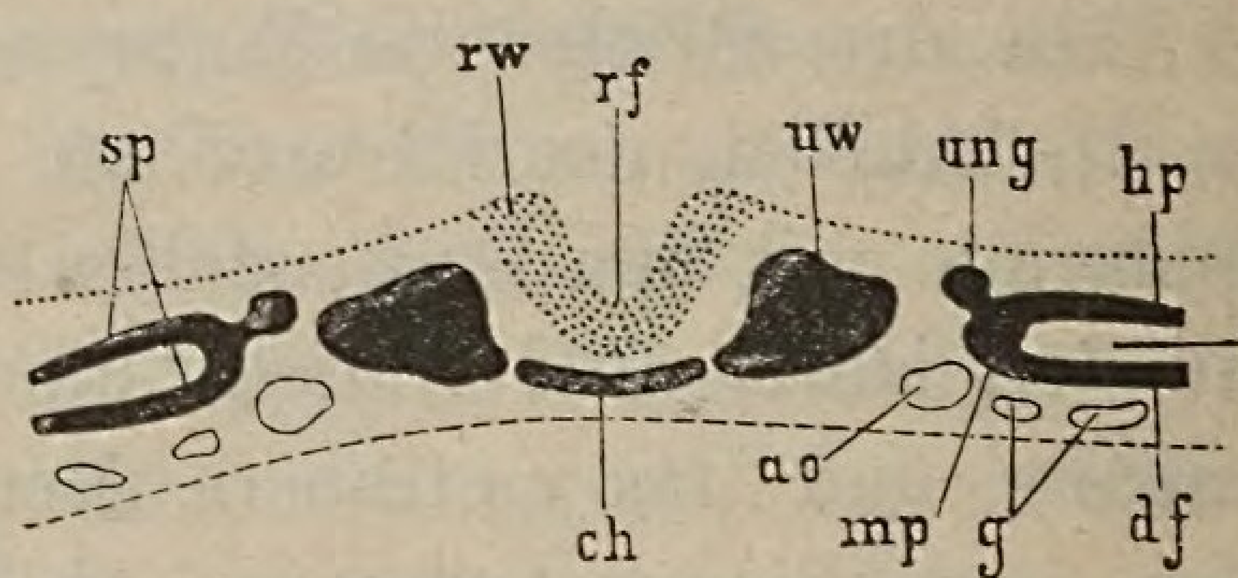
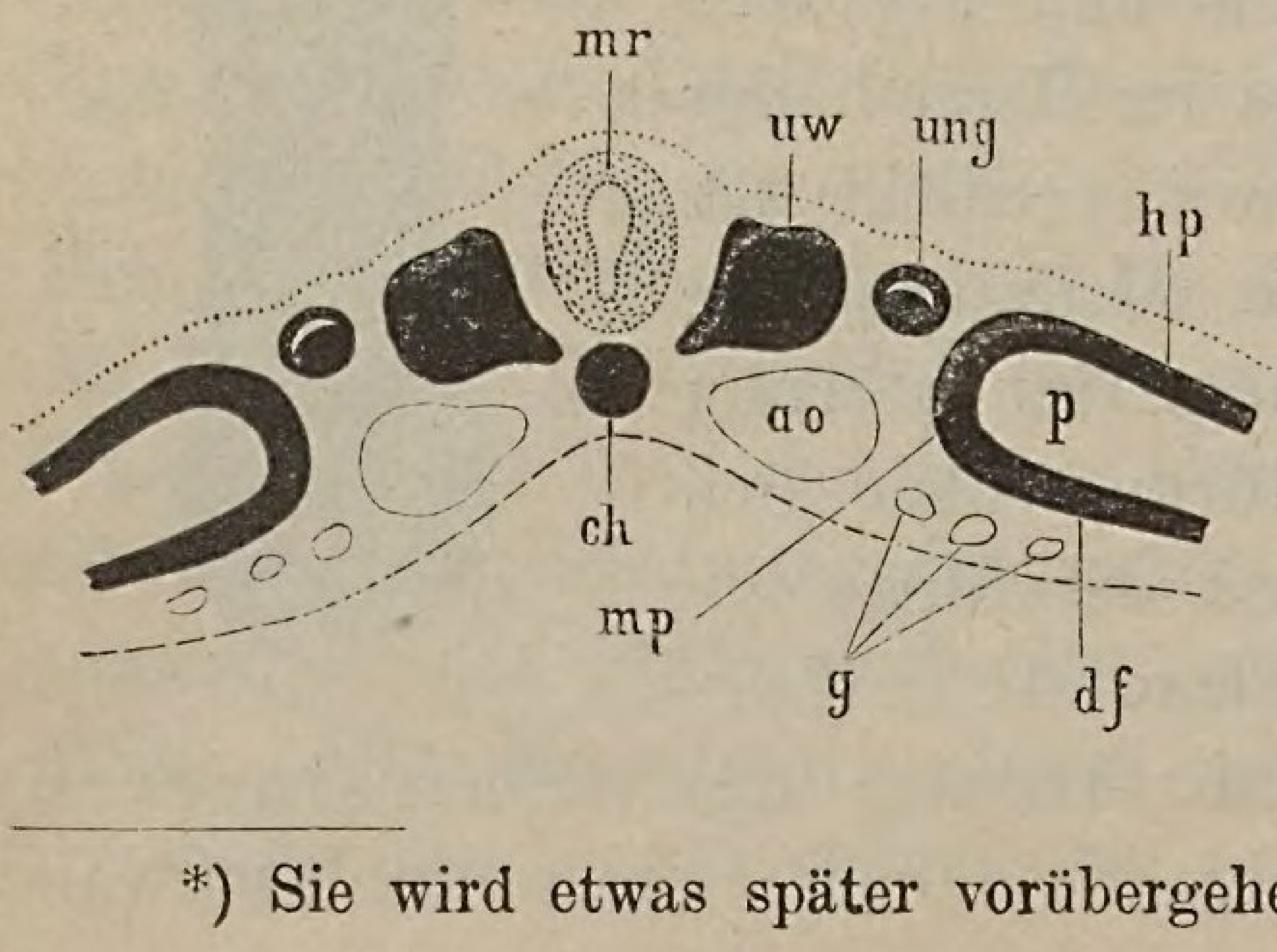


Fig. 55.



Mesoderms wird zu einem den Embryo der Länge nach durchziehenden, anfangs platten (Fig. 54 und 55 *ch*), später cylindrischen (Fig. 56 *ch*) Strang, der Chorda dorsalis*), dem Vorläufer der Wirbelsäule. Aus den Urwirbelplatten bilden sich die Urwirbel (*uw*) von vorn nach hinten fortschreitend hervor; sie stellen würfelförmige, später mit einer Höhlung versehene Zellenmassen dar, die streng von den bleibenden Wirbeln zu unterscheiden sind. Die Seitenplatten werden durch einen auch auf die Area opaca übergehenden Spaltraum (Fig. 55 und 56 *p*), die gemeinsame Anlage der Pleuroperitonealhöhle, in zwei Blätter getrennt, welche nur medianwärts in der Mittelplatte (*mp*) ihren Zusammenhang bewahren. Das an das Ektoderm angrenzende Blatt heisst Hautplatte (*hp*), das untere Blatt Darmfaserplatte (*df*). In der Gegend des ursprünglichen Zusammenhanges von Seitenplatten und Urwirbeln schnürt sich ein cylindrischer, unter dem Ektoderm gelegener Zellstrang von dem Mesoderm ab, der Urnierengang (Wolff'scher Gang) (Fig. 55 u. 56 *ung*). Derselbe ist anfangs solid und erhält erst später eine Höhlung. In seinem hinteren Theile ist der Urnierengang vorübergehend mit dem Ektoderm verwachsen, von welchem er sich bis zu seiner späteren Cloakenmündung abschnürt, so dass auch aus dem äusseren Blatt Zellen in den Urnierengang gelangen.

Fig. 56.

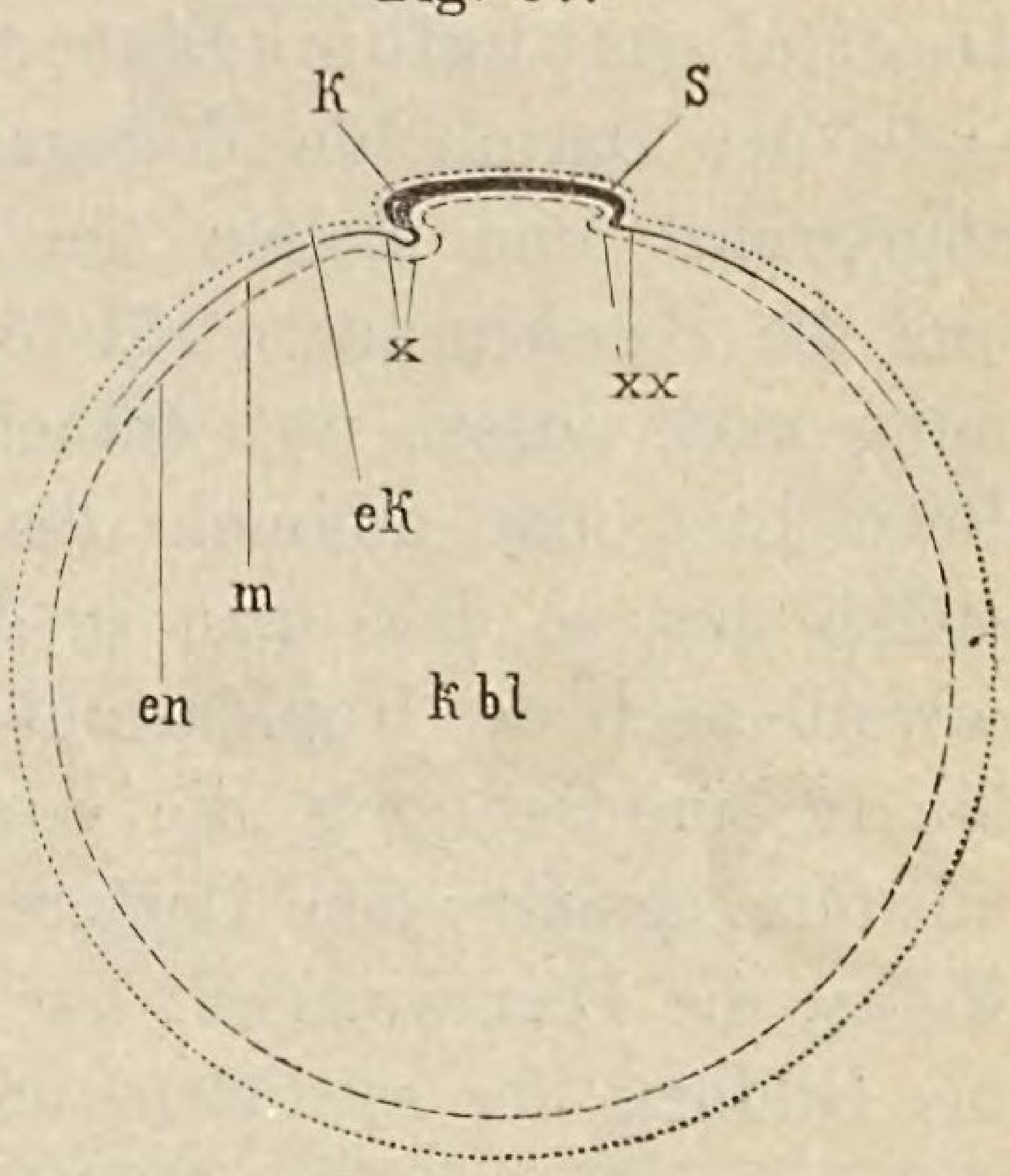


*) Sie wird etwas später vorübergehend in das Entoderm eingeschaltet.

Innerhalb des mittleren Keimblattes entstehen schliesslich schon jetzt die ersten Blutgefässe und Blutzellen. So fällt in den Querschnitten Fig. 55 und 56 die anfangs doppelte Anlage der Aorta descendens (*ao*) auf. Seitlich von derselben finden sich noch mehrere kleine Gefässquerschnitte (*g*). Die erste Entstehung der Gefässe lässt sich am besten ausserhalb des Embryo in der Area opaca beobachten, welche nun auch Area vasculosa genannt wird. Schon mit dem Auftreten der ersten Urwirbel erkennt man hier im Flächenbilde ein Netzwerk vielfach anastomosierender solider Stränge. Wie Querschnitte zeigen, gehören sie den tieferen Schichten des Mesoderms an. In den Balken dieses Netzwerkes tritt nun central oder excentrisch an den verschiedensten Stellen eine Flüssigkeitsansammlung auf, das erste Blutplasma, und allmählich wird das ganze Netz durch Zusammenfluss der einzelnen Ansammlungen kanalisirt. Dem ungleichmässigen Auftreten des Plasmas entsprechend bleiben die Zellen an zerstreuten Punkten, den Blutpunkten, angehäuft. Von hier werden die weiterhin Blutfarbstoff bildenden Zellen in den Blutstrom als noch mit Kern versehene rothe Blutzellen abgespült. Die peripheren Zellen der ursprünglichen Stränge platten sich ab und werden zu der primitiven, nur aus Endothel bestehenden Gefässwand. Ob die Gefässe, wie man meistens bis vor kurzem angenommen, alle von der Area vasculosa in den Embryo hineinwachsen und demnach dieser selbst keine Gefässe bildet, ist durch neuere Untersuchungen fraglich geworden. Von dem Entoderm gehen auf diesen frühen Stadien noch keine Organanlagen aus.

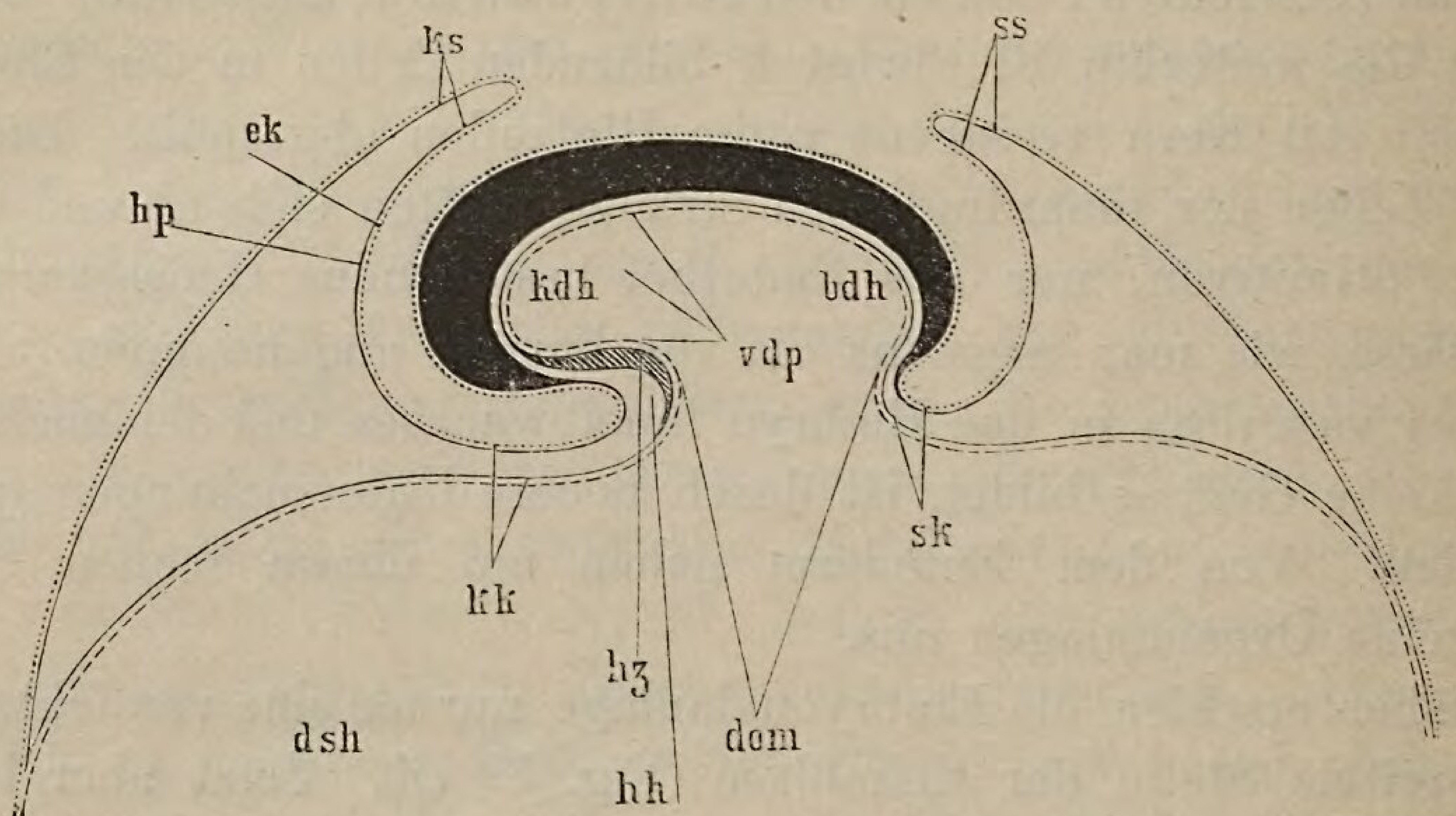
Bisher erschien die Embryonalanlage nur als eine verdickte, flach ausgebreitete Stelle der Keimblase (Fig. 52 *ef*). Jetzt aber beginnt dieselbe stärker zu wachsen, als die übrigen Theile der Keimblasenwand; die Folge davon ist die Erhebung des Embryo über das Niveau der Keimblase, welche die Bildung des Darmkanales, sowie der seitlichen und ventralen Leibeswand einleitet. Diese Erhebung tritt zuerst am Kopfende (Fig. 57 *k*) auf; dabei biegt sich dasselbe nach unten und hinten um und beginnt damit sich von dem Reste der Keimblase (*Kbl*) abzuschnüren. Dasselbe geschieht in geringerem Grade am Schwanzende (*s*). Der Embryo kommt dadurch mit Kopf und Schwanzende auf die Keimblasenwand

Fig. 57.



zu liegen (Fig. 57 *x*, *xx*). Diese Stellen werden Kopfkappe (Fig. 58 *kk*) und Schwanzkappe (*sk*) genannt, Namen, welche bei Betrachtung des Embryo von der Bauchseite her, wo die Stellen Kopf und Schwanz des Embryo verdecken, gewählt worden sind. Die Abschnürung des Embryo vom Kopf- und Schwanzende her, zu der sich noch eine geringere von den Seiten her gesellt, schreitet immer mehr vor (Fig. 59). Der Embryo erscheint nunmehr deutlich von dem nicht zur embryonalen Anlage verwendeten Rest der Keimblase, welche wir nun Dottersack (*ds*) (Nabelbläschen) nennen, abgehoben. Der Binnenraum der Keimblase ist dadurch in zwei Abschnitte geschieden, in einen grösseren, den Binnenraum des Dottersackes (*dsh*), und einen kleineren, welcher allmählich vom Embryo umwachsen wird und dessen Darmhöhle (*dh*) darstellt. Die Mitte der Darmhöhle steht mit der Dotterhöhle noch in weiter Verbindung durch den

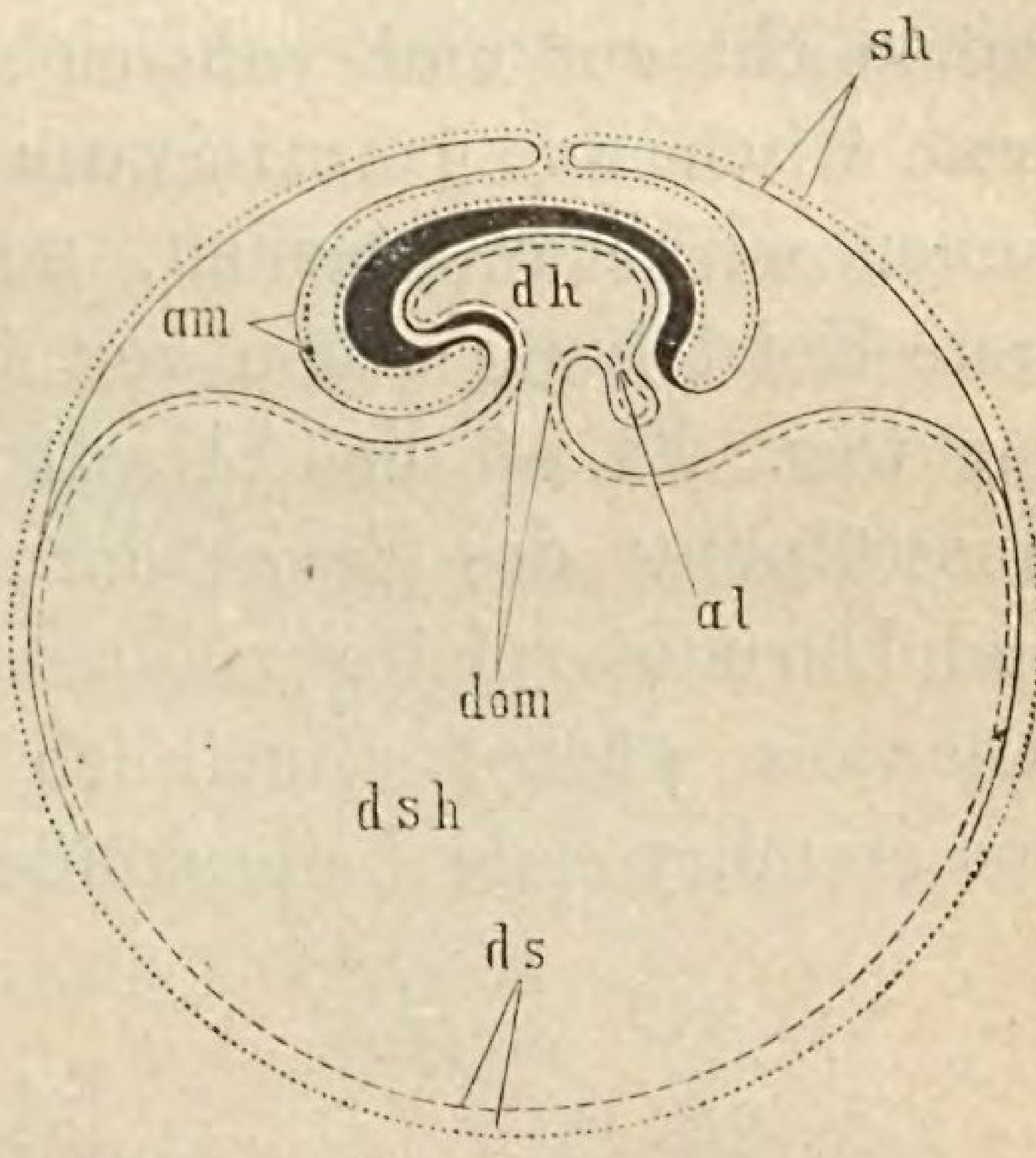
Fig. 58.



Ductus omphalomesentericus (Fig. 58 *dom*), Kopf und Schwanzende der Darmhöhle dagegen sind schon von der Dottersackhöhle abgegrenzt und stellen die Kopfdarmhöhle (*kdh*) (Schlundhöhle) und die Beckendarmhöhle (*bdh*) dar; diese sind beide ohne Oeffnung nach aussen und entbehren somit noch des Mundes und Afters. Betrachtet man nunmehr den Embryo von der Höhlung des Dottersackes aus, so dass man in die Darmhöhle hineinblickt, so sieht man sowohl nach der Kopfdarmhöhle, als auch nach der Beckendarmhöhle hin in eine Oeffnung, die vordere resp. hintere Darmpforte. Der mittlere, gegen den Dottersack offene Theil des Darmes stellt eine Rinne, die Darmrinne, dar. Mit vorschreitender Abschnürung geht die Bildung der seitlichen und ventralen Rumpfwand Hand in Hand, und wird der anfangs weite Ductus omphalomesentericus zu einem engen Gange umgestaltet (Fig. 59 und 60 *dom*), der, längere Zeit

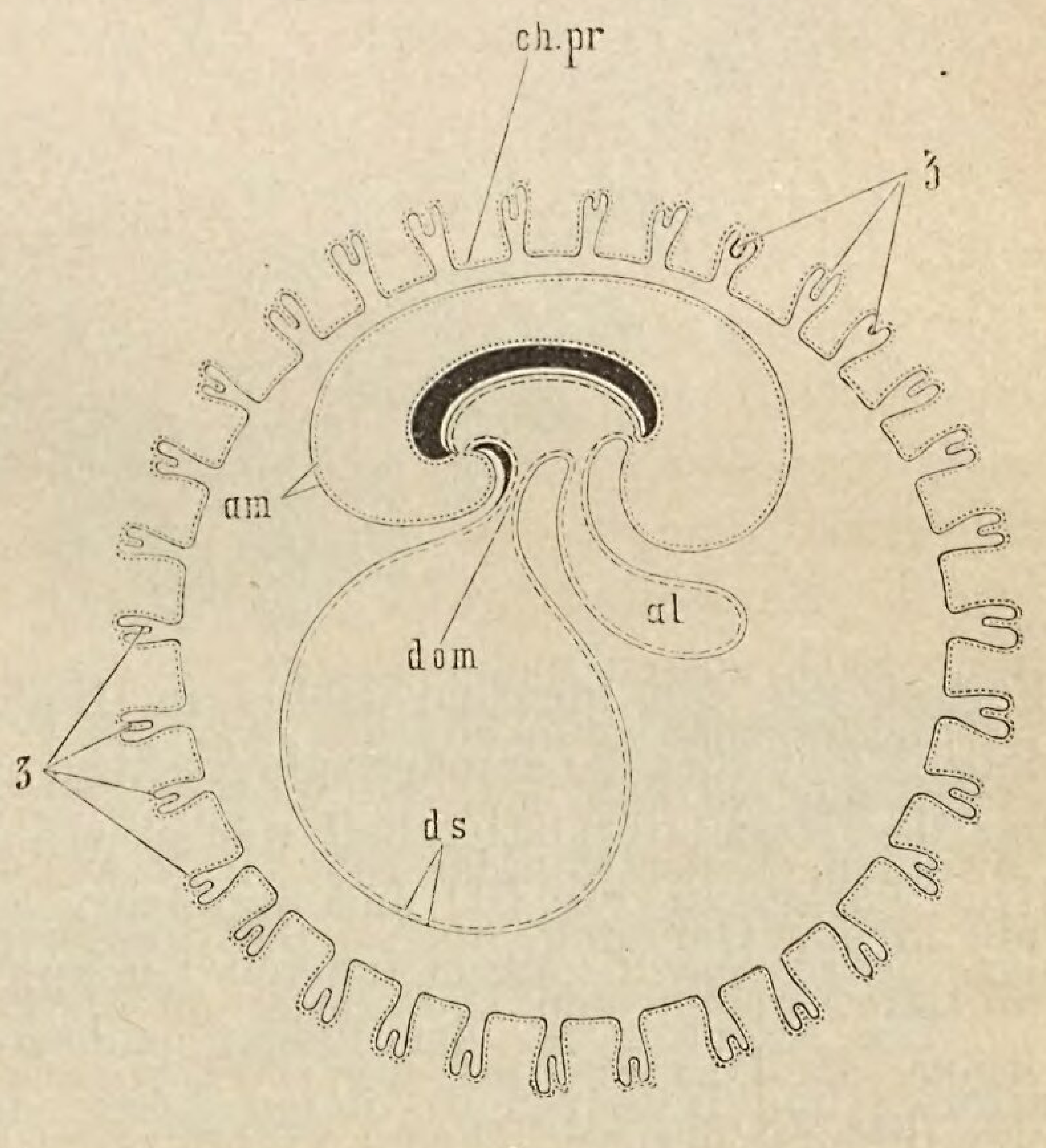
noch bestehend, endlich obliterirt. Die Obliterationsstelle der Darmwand (d. i. des Entoderms und der angelagerten Darmfaserplatte) heisst Darmnabel (Fig. 62 *dn*), diejenige der äusseren Haut (d. i. des Ektoderms und der Hautplatte, Hautnabel (*hn*). Der Dottersack, welcher anfangs den grössten Theil der Keimblase darstellte (Fig. 59), bildet sich allmählich zurück (Fig. 60 und 61) und ist noch beim Neugeborenen als ein kleines, 3—7 mm grosses Bläschen, Nabelbläschen, am Rande oder ausserhalb der Placenta zwischen Amnion und Chorion (s. u.) nachzuweisen (Fig. 62 *ds*).

Fig. 59.



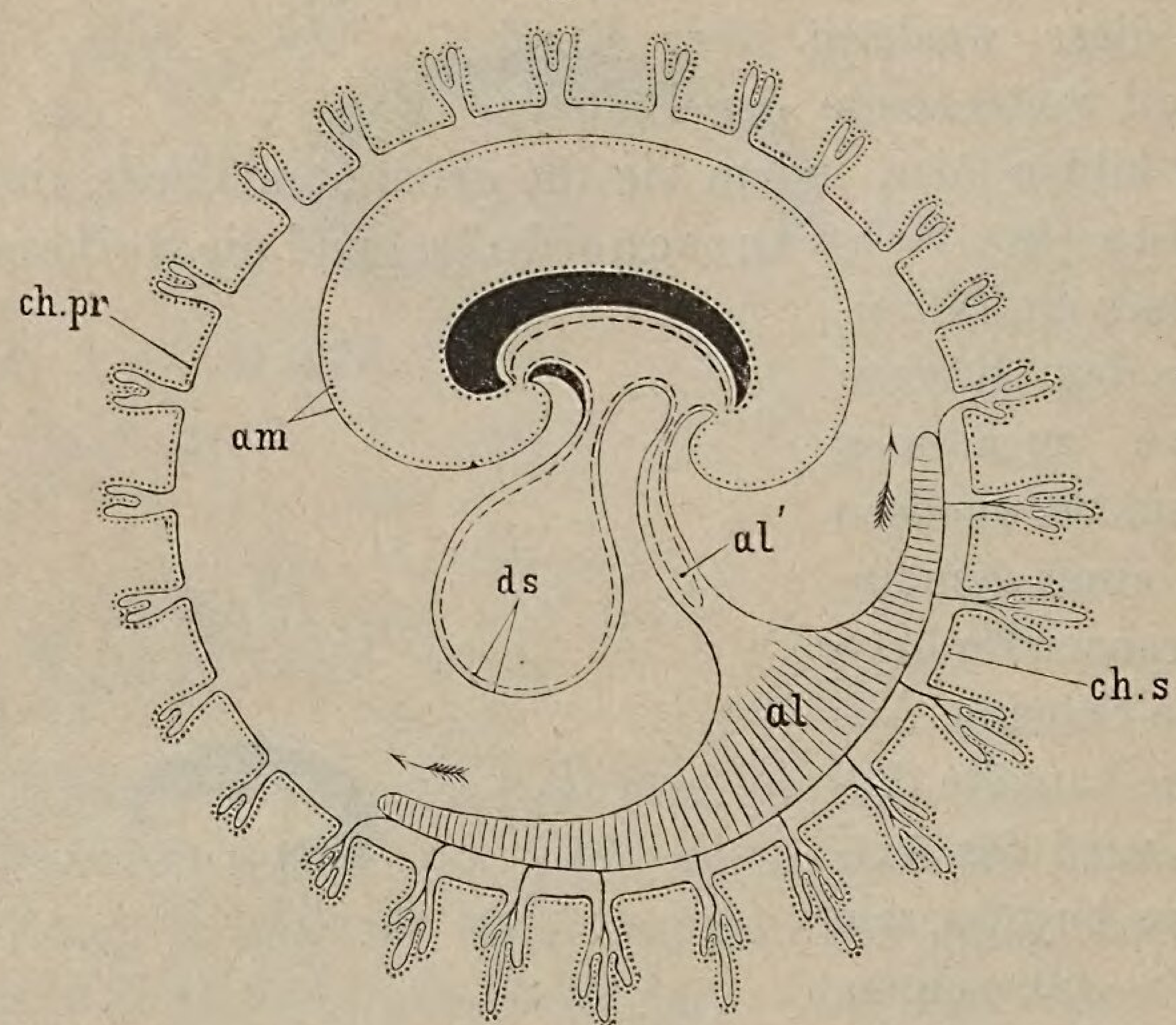
Während sich der Embryo vom Dottersacke abschnürt, entsteht gleichzeitig das Amnion (Schafhaut). Ektoderm und Hautplatte erheben sich nämlich im Umkreise des Embryo zu Falten (Fig. 58); diese wachsen über Kopf, Schwanz und Seitentheile des Embryo empor und bilden hier, indem sie die genannten Theile einhüllen, die Kopfscheide (*ks*), Schwanzscheide (*ss*) und die Seitenscheiden. Endlich stossen die Faltenränder über dem Rücken des Embryo zusammen (Fig. 59) und verwachsen daselbst zu einer gemeinsamen, den ganzen Embryo einhüllenden Scheide. Aus der inneren Lamelle dieser Scheide wird das Amnion (*am*); es besteht, wie die Figur. 58—60) zeigen, aussen aus Hautplatte, innen aus Ektoderm. Die äussere Lamelle löst sich bei der Verwachsung vollkommen von der inneren und stellt sammt dem übrigen Theile des Ektoderms der Keimblase eine eigene Hülle dar, die seröse Hülle (Fig. 59 *sh*), welche natürlicherweise nach aussen Ektoderm, nach innen Hautplatte zeigt. Um

Fig. 60.



diese Zeit schwindet die Zona pellucida. Das Amnion ist somit eine geschlossene Blase, deren Wandungen am Hautnabel in das Ektoderm und in die Hautplatte des Embryo übergehen (Fig. 62). Die Höhle des Amnion füllt sich allmählich mit einer alkalischen Flüssigkeit (Fruchtwasser, Schafwasser), welche sowohl von der Mutter, als von dem Embryo gebildet wird und im 5.—6. Monat der Schwangerschaft 1 k, gegen das Ende jedoch nur circa 0,5 k beträgt.*) Die seröse Hülle treibt zahlreiche Zotten (Fig. 60 *z*) und wird dadurch zum Chorion primitivum (*chpr*). Ehe wir die Bedeutung desselben weiter besprechen, müssen wir ein Organ betrachten, dessen erste Entstehung schon vor der Verwachsung der Amnionfalten sichtbar war. Es ist die Allantois (Harnsack), welche als eine ventrale Ausstülpung des Beckendarmes auftritt und demnach aus Entoderm und Darmfaserplatte zusammengesetzt ist (Fig. 59 *al*). Die blasige Allantois wächst allmählich gegen das Chorion in die sogenannte ausserembryonale Leibeshöhle, die, wie sich leicht ergiebt, nur eine

Fig. 61.



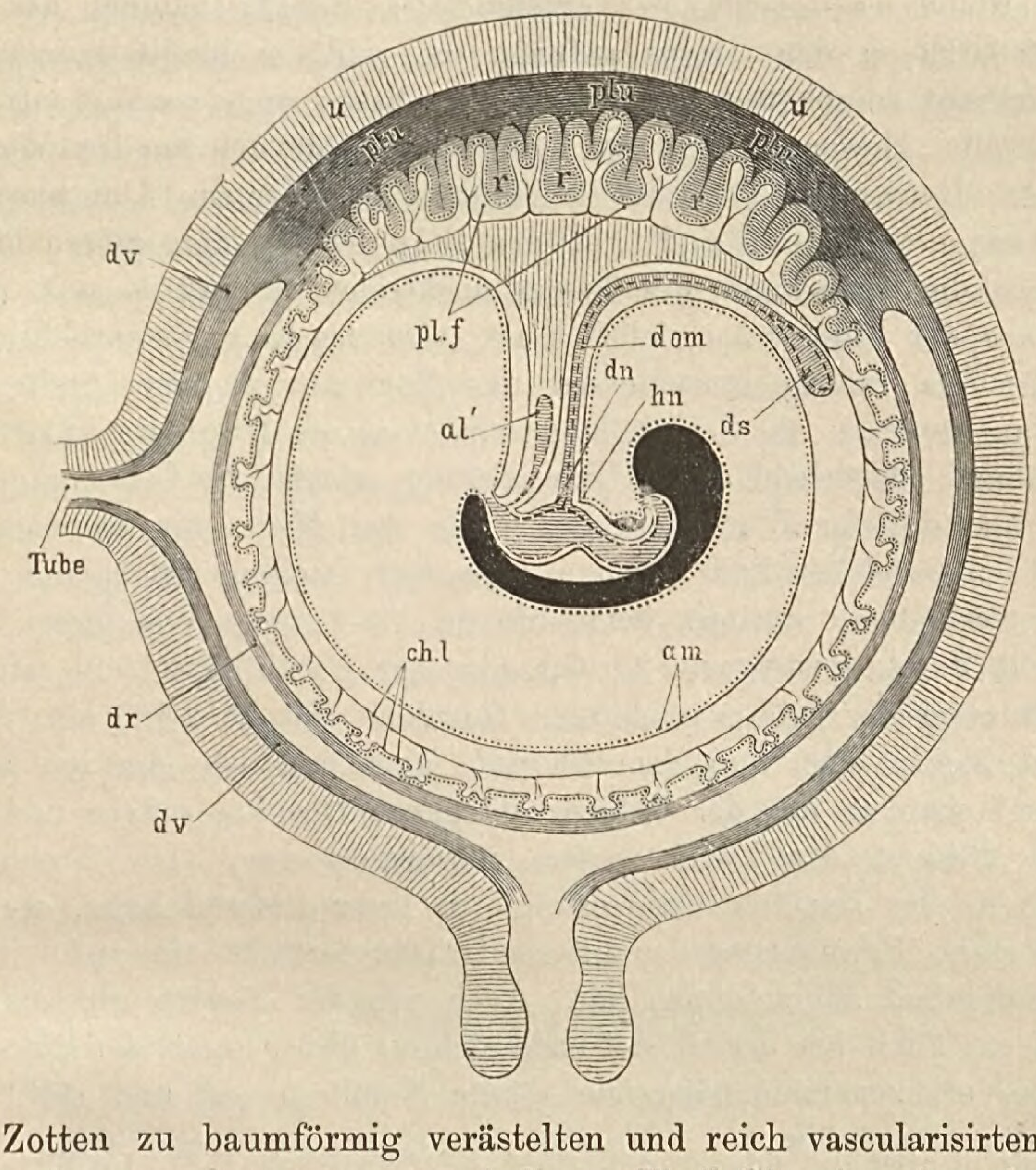
Fortsetzung der gleichen Höhle im Embryo ist, hinein (Fig. 60); dabei bleibt aber die entodermale Auskleidung zurück (Fig. 61 u. 62, *al'*), nur der Darmfaserplattentheil wächst weiter, legt sich an das primitive Chorion an (Fig. 61) und umwächst schliesslich (in der Richtung der Pfeile) dessen ganzen inneren Umfang.

Die Allantois ist der Träger embryonaler Gefässe (der Nabelarterien und Nabelvenen), deren Aeste, auf die geschilderte Weise

*) Durch abnorm gesteigerte Bildung von Fruchtwasser entsteht das krankhafte „Hydramnion“.

an die Peripherie gelangend, in alle Zotten des Chorion primitivum hineinwachsen (Fig. 61). Dasselbe wird dadurch zum Chorion secundarium s. verum (*ch s*). Der eine Theil desselben wird vom 3. Monat an dadurch verhältnissmässig glatt, dass die Zotten klein bleiben und durch Ausdehnung des Chorion auseinander rücken. Zugleich erfahren die Gefässe der Zotten hier eine Rückbildung; man nennt diesen Theil Chorion laeve (Fig. 62 *chl*). Der andere Theil und zwar derjenige, welcher der Uteruswand anliegt, lässt dagegen

Fig. 62.



die Zotten zu baumförmig verästelten und reich vascularisirten Gebilden heranwachsen; man nennt diesen Theil Chorion frondosum oder Placenta foetalis (Fig. 62 *pl f*). Er setzt sich mit der entsprechenden Stelle der Uterusschleimhaut, die zur Placenta uterina wird, in Verbindung (Fig. 62 *pl u*). Unterdessen ist der Dottersack immer kleiner geworden, das Amnion (*am*) hat dagegen an Ausdehnung gewonnen und legt sich überall an die Innenfläche des aus der Verbindung von Chorion primitivum und Allantois hervorgegangenen Chorion verum an. Zugleich umhüllt das Amnion den

Dottergang (*dom*), den Stiel der Allantois und die in ihm enthaltenen Gefässe, welche Gebilde alle zusammen einen nunmehr die einzige Verbindung zwischen dem im Fruchtwasser schwimmenden Embryo und der Placenta vermittelnden Strang, den Nabelstrang, darstellen (Fig. 62).

Der Embryo steckt nunmehr in zwei ineinandergeschachtelten, von ihm selbst abstammenden Blasen, dem Chorion und dem Amnion, welche beide am Nabel in den embryonalen Körper übergehen.

Zu diesen vom Embryo gelieferten Hüllen kommen noch weitere vom mütterlichen Körper entstandene. Sobald nämlich das befruchtete Ei in den Uterus gelangt ist, wird es in die gewulstete Schleimhaut eingebettet und darauf von dieser rings umwachsen und eingehüllt. Dieser Zustand ist bereits am Ende der zweiten Woche erreicht. Denjenigen Theil der Schleimhaut, welcher das Ei umwachsen hat, nennen wir Decidua*) reflexa (Fig. 62 *dr*), den andern Theil, welcher die Innenwand des Uterus auskleidet, Decidua vera (*dv*). Wie aus der Figur 62 ersichtlich ist, wird das Ei grösstentheils von der Decidua reflexa umschlossen und liegt nur an einer Stelle der Decidua vera an; die Schleimhaut wird hier als Decidua serotina bezeichnet. Während dieser Umwachsung erleidet die Uterusschleimhaut mannigfache Veränderungen. Bis zur Mitte der Schwangerschaft, zu welcher Zeit Decidua vera und Decidua reflexa mit einander verkleben, wuchern beide bis zu 1^{cm} Dicke. Von dieser Zeit an tritt durch gesteigerte Ausdehnung der Fruchtkapsel eine starke Verdünnung der beiden genannten Deciduae (bis zu 2^{mm}) ein. Dieselben lagern sich nun dem Chorion laeve und dem Amnion innig an und werden bei der Geburt die ganze Decidua reflexa und die innere Schicht der Decidua vera mitausgestossen. Die Trennung innerhalb der Decidua vera erfolgt in ihrer tieferen Lage, welche durch starke Erweiterung der unteren Drüsenabschnitte eine spongiöse Beschaffenheit angenommen hat. Auch von der Decidua serotina gelangt ein Theil bei der Geburt nach aussen; dieser lagert der Placenta foetalis als zusammenhängende dünne Membran auf und stellt die Placenta uterina dar.

Eine Mischung des foetalen in den Chorionzotten kreisenden Blutes mit dem mütterlichen findet nicht statt, vielmehr sind die Zotten nur von mütterlichem Blute umspült. Dieses circulirt in weiten Bluträumen, den intervillösen Räumen (*r*, *r*) welche direkten arteriellen Zu- und venösen Abfluss von Seiten der Mutter

*) Deciduae, hinfällige Häute, weil sie bei dem Geburtsakte mitausgestossen werden.

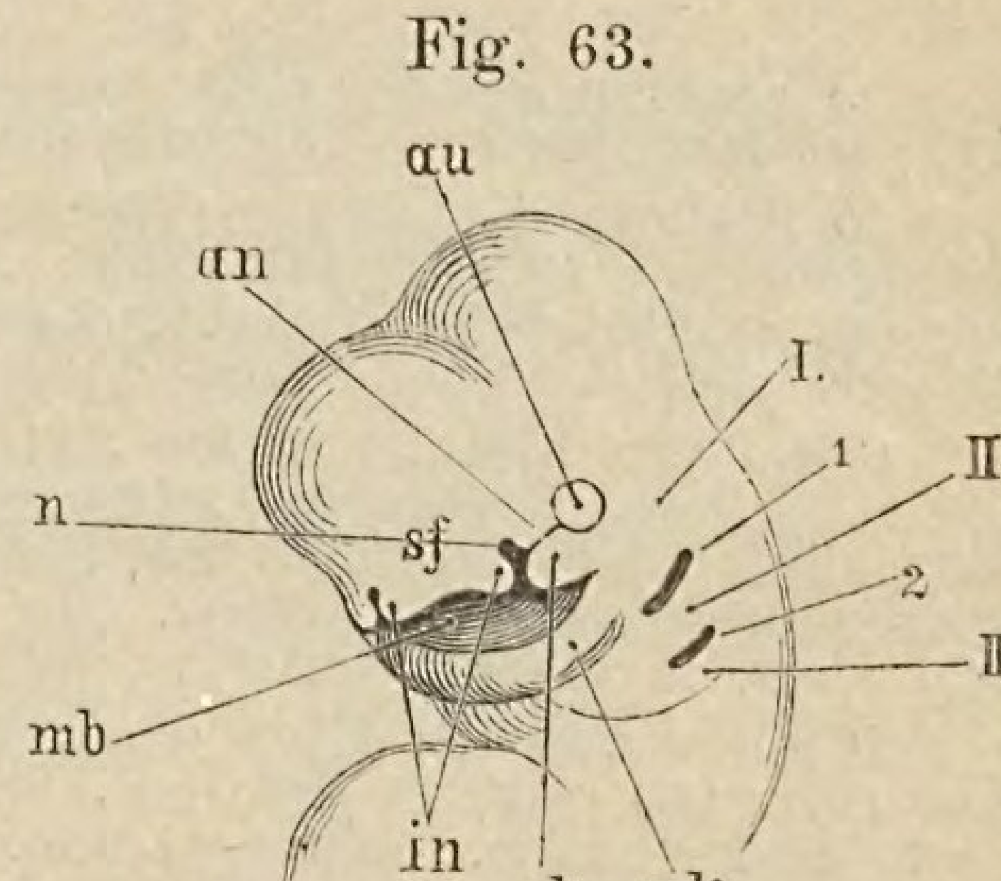
haben. Die Räume sind wahrscheinlich durch starke Erweiterung von Capillaren in der Schleimhaut entstanden, in welche die Zotten dann gleichsam eingestülpt zu denken wären. In der Placenta erhält der Embryo das zu seiner Ernährung und Athmung nöthige Material, welches durch Endosmose aus dem mütterlichen Blute durch Epithel und Gefässwand der Zotten in das fötale Blut gelangt.

Inzwischen schreitet die Entwickelung des Embryo naturgemäss weiter fort. Mit der Abschnürung von der Keimblase treten an demselben typische Krümmungen auf. Der anfangs als stumpfer Höcker der Keimblase aufliegende Kopf biegt sich bei zunehmendem Längenwachsthum an seinem vordersten Ende unter rechtem Winkel nach unten um (vordere Kopfkrümmung); ihr entspricht der Scheitelhöcker (Fig. 64 *B*, *Sh*). Hinter diesem folgt eine zweite Krümmung in der Nackengegend (hintere Kopfkrümmung) mit dem entsprechenden Nackenhöcker (*B*, *Nh*). Etwas später tritt eine Krümmung des Schwanzendes (immer um eine Queraxe) ein, sodass sich Kopf- und Schwanzende sehr nahe liegen. Dazu kommt noch eine Drehung des Körpers um seine Längsaxe. Im weiteren Verlaufe streckt sich der Embryo wieder, doch bleiben die Kopfkrümmungen noch lange erhalten. Während dieses Stellungswechsels bilden sich Kopf und Hals weiter aus, welche Vorgänge in direkter Beziehung zur weiteren Entwickelung des Kopfdarmes stehen. Hiermit kommen wir zu dem specielleren Theile (der Entwickelung der einzelnen Organe). Derselbe zerfällt naturgemäss nach den Keimblättern in drei Kapitel. Hierbei muss aber im Auge behalten werden, dass zur vollendeten Bildung sehr vieler Organe mehrere Keimblätter zusammenwirken. Zu welchem der drei Blätter im folgenden ein Organ zu stellen ist, darüber entscheidet vor allem die erste Anlage des betreffenden Organes.

1. Organe des Entoderms.

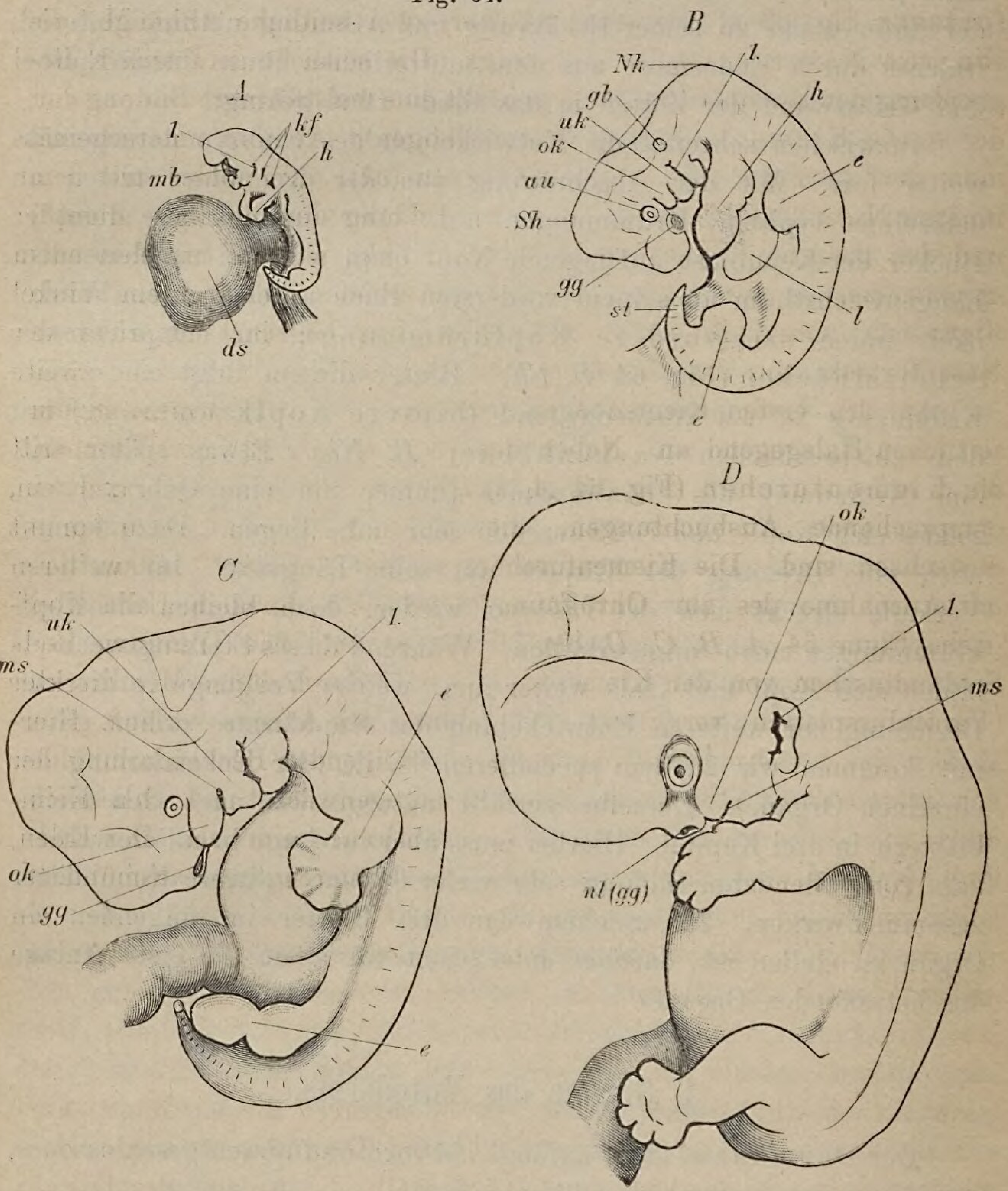
Der Darmkanal stellt anfangs ein vorn und hinten geschlossenes, nur gegen den Dottersack geöffnetes Rohr dar. Darauf bildet sich an der ventralen Seite des Kopfes eine Einstülpung des Ektoderms, die Mundbucht (Fig. 63 u. 64 *A*, *mb*), welche dem Kopfdarm entgegenwächst und von diesem durch eine dünne, nur aus Ekto- und Entoderm bestehende Membran, die Rachenhaut, getrennt ist. Letztere reisst später durch,

Fig. 63.



Menschliche Embryonen der beiden ersten Schwangerschaftsmonate bei fünfmaliger Vergrösserung. Nach His.

Fig. 64.



A Embryo aus der Mitte des ersten Monates mit Dottersack (*ds*) und drei Kiemenfurchen (*kf*); *mb* Mundbucht; *h* S förmig gekrümmtes Herz. Länge des Embryo 4,2 mm.

B Embryo der vierten Woche mit den stark ausgebildeten Leibeskrümmungen und drei Kiemenbogen; *Sh* Scheitelhöcker; *Nh* Nackenhöcker; *ok* Oberkieferfortsatz des ersten Kiembogens; *uk* Unterkieferfortsatz desselben; *gg* Geruchsgrübchen; *au* Auge; *gb* Gehörblase; *e*, *e* Extremitäten; *h* Herz; *l* Leber; *st* Steiss. Länge 7,5 mm.

C Embryo aus der ersten Hälfte des zweiten Monates mit zwei sichtbaren Kiemenbögen und stark hervortretender 1. Kiemenfurche (1). Die Nase beginnt sich vorzuwölben. Die obere Extremität ist bereits in Ober-, Unterarm und Hand gegliedert. An der letzteren machen sich die Fingeranlagen bemerkbar. An der hinteren Extremität erscheint nur erst der Fuss abgegliedert. (*ms*) Mundspalte. Länge 11 mm.

D Fötus von der Mitte des zweiten Monates. Die Kiemenbögen verschwinden, Nase mit Nasenloch (*nl*) werden deutlich, ebenso Mundspalte, Ohr, Finger und Zehen. Wir erkennen jetzt den Menschen. Länge 14 mm.

Man beachte noch, wie der in *B* stark gekrümmte Embryo in *C* und *D* in die mehr gestreckte Form übergeht und zugleich der Kopf (durch Entwickelung der Grosshirnhemisphären) eine enorme Grösse erreicht.

und so ist die Mundöffnung hergestellt. Sie führt in die aus der Mundbucht hervorgegangene primitive Mundhöhle. Diese wird von oben her durch einen nun hervortretenden Wulst, den Stirnfortsatz Fig. 63 *sf* begrenzt, welcher zwei seitliche Anhänge, die inneren Nasenfortsätze (*in*), trägt. Die seitliche und untere Begrenzung der Mundhöhle stellt gleichfalls eine wulstförmige Bildung dar, der erste Kiemenbogen (1. Visceralbogen). An ihm unterscheidet man den kürzeren Oberkieferfortsatz (*ok*), der später mit dem inneren Nasenfortsatz verwachsend zur Bildung der Oberlippe dient*) und den längeren Unterkieferfortsatz (*uk*), welcher mit dem entsprechenden der anderen Seite den Unterkiefer bildet (siehe auch Figur 64). Oberhalb des Oberkieferfortsatzes begrenzt der äussere Nasenfortsatz (*an*) das Nasenloch (*n*).

An den ersten Kiemenbogen schliessen sich drei weitere in der seitlichen Halsgegend an. Neben den Bögen finden wir vier Furchen, die Kiemenfurchen (Fig. 64 *A*, *kf*), welchen von dem Kopfdarm entsprechende Ausbuchtungen, die Schlundtaschen, entgegengewachsen sind. Die Kiemenfurchen vergehen später**) sämmtlich mit Ausnahme des zur Ohröffnung werdenden dorsalen Endtheiles (siehe Figur 64 *A*, *B*, *C*, *D*, bei 1) der ersten. Die Trennung der Schlundtaschen von den Kiemenfurchen wird durch dünne Membranen (Verschlussplatten) vermittelt. Die Bildung des Afters verläuft ganz ähnlich der des Mundes, indem der blind endigenden Beckendarmhöhle von aussen eine Ektodermeinstülpung entgegenwächst und schliesslich die trennende Scheidewand, die Aftermembran, einreisst. Der Endtheil des Darmes, in welchen auch die Urnierengänge ausmünden, heisst nun Kloake.

Von den einzelnen Abschnitten des Darmrohres tritt zuerst (in der 4. Woche) der Magen als eine spindelförmige Erweiterung auf (Fig. 65 *Mg*); er nimmt erst später seine typische Lage ein. Der nach hinten anschliessende Theil wächst stark in die Länge und bildet darauf eine grosse Schleife, deren engerer, an den Magen anschliessender und absteigender Theil zum Dünndarm wird. Der weitere, aufsteigende Schleifenschenkel stellt die Anlage des Dickdarms dar, dessen Endtheil zum Mastdarm wird. Der definitive Zustand wird unter zunehmendem Längenwachsthum und mannigfachen Drehungen der einzelnen Theile erreicht.***) Die Trennung

*) Wenn die Verwachsung ausbleibt, so entsteht die Kieferlippenspalte (zwischen Oberkiefer und Zwischenkiefer) oder nur die Lippenspalte (Hasenscharte).

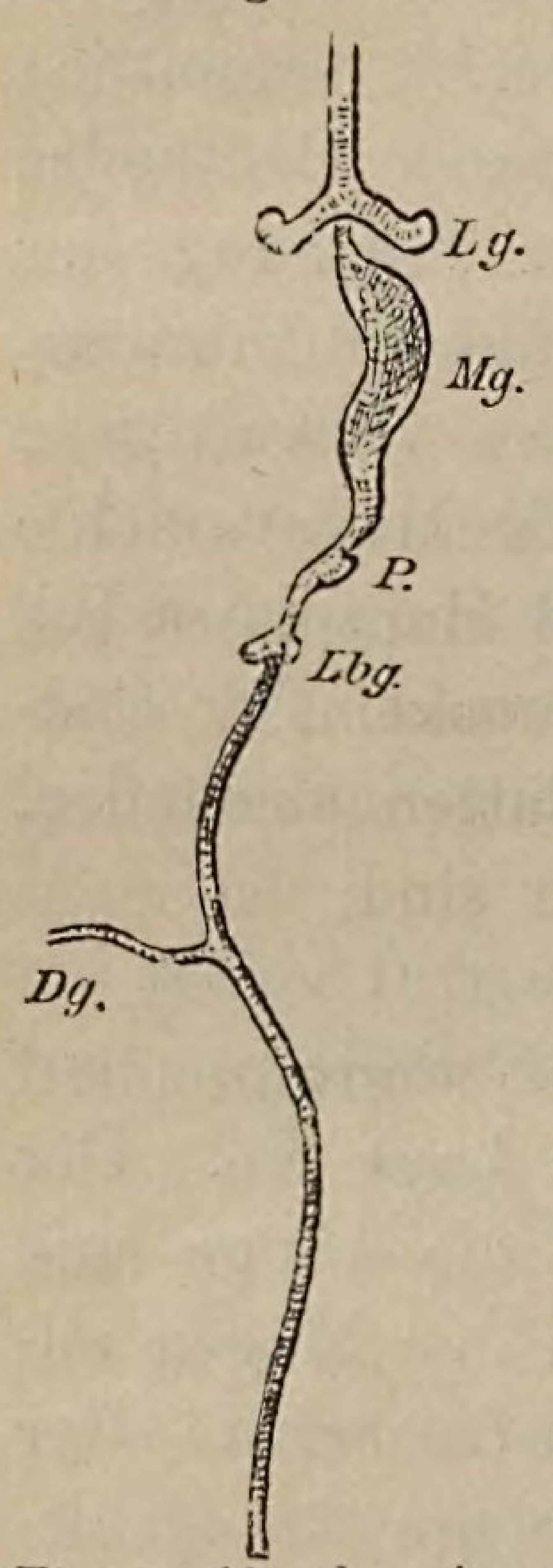
**) Reste der Kiemenfurchen können sich auch bis nach der Geburt erhalten; sie führen zu den sogenannten Halsfisteln.

***) Man theilt den embryonalen Darm auch in Vorderdarm (später Rachen

der primitiven Mundhöhle in die Nasenhöhle und die bleibende Mundhöhle beginnt gegen Ende des zweiten Monats. Von der Innenfläche der Oberkieferfortsätze wachsen zwei horizontale Platten die Gaumenplatten aus, die zunächst durch eine Spalte, die Gaumenspalte, getrennt sind und schliesslich mit ihren freien Rändern und mit der vom Stirnfortsatz kommenden Nasenscheidewand verschmelzen. So wird der Gaumen gebildet.*)

Die Zunge entsteht durch Verschmelzung einer vorderen mit einer hinteren Anlage am Boden der Mundhöhle. Die erstere ist unpaar und tritt als ein kleiner Höcker in dem von den Unterkieferfortsätzen umfassten Raum auf, während die hintere, nur die Zungenwurzel erzeugende Anlage, sich von zwei aus der Vereinigungsstelle des zweiten und dritten Kiemenbogens hervorwachsenden Wülsten ableitet. Schleim- und Speicheldrüsen sind Ausstülpungen des Mundhöhlenepithels. Die Entwickelung der Zähne beginnt im zweiten Fötalmonat, indem das Epithel der Kieferränder in Form einer platten Leiste, des Schmelzkeimes, eingestülpt wird. Dieser vermittelt durch Umbildung in die an Zahl den Zähnen gleichkommenden Schmelzorgane die Bildung des Schmelzes, der also eine epitheliale Bildung ist. Die Ausscheidung des Dentins geht (im 7. Fötalmonat) von den kappenförmig von den Schmelzorganen bedeckten Zahnpapillen aus, die mesodermalen Ursprunges sind. Zuletzt entsteht das Cement und zwar von Seiten des Periostes der Alveolen. Der Durchbruch der Zähne geschieht in folgender Reihenfolge: Innere Schneidezähne im 6.—8. Monat nach der Geburt, äussere Schneidezähne im 7.—9. Monat, vordere Backzähne zu Beginn des 2. Jahres, Eckzähne in der Mitte des 2. Jahres, hintere Backzähne in der 2. Hälfte des 2. Jahres oder im 3. Jahre. Leber und Pancreas (Fig. 65 *P*), sowie die kleinen Drüsen des Magens und Darmes sind Ausstülpungen des Darmepithels. Die Leber (*Lbg*) entsteht von vorneherein als paarige Ausstülpung der Wandung des Duodenums (rechter und linker Leberlappen). Wie die Darmdrüsen stellen

Fig. 65.



Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo der 4. Woche. Nach His. *Lg* Lunge; *Mg* Magen; *P* Pancreas; *Lbg* Leber; *Dg* Dottergang.

und Oesophagus), Mitteldarm (sp. Magen, Dünn- und Dickdarm) und Enddarm (sp. Mastdarm) ein, ohne dass diese drei Abtheilungen thatsächlich scharf abzugrenzen sind.

*) Bleibt die Gaumenspalte bestehen, so entsteht der Wolfsrachen, der sich mit der Kieferlippenspalte combiniren kann.

auch die Lungen zuerst eine hohle Ausstülpung der ventralen Wand des Schlundes dar, welche an ihrem unteren Ende zwei seitliche Ausbuchtungen treibt (*Lg*). Das unpaare Stück wird zur Trachea, das Epithel der seitlichen Säckchen treibt Aeste und Sprossen, und so entwickelt sich jederseits der Bronchialbaum, der von der mesodermalen Faserhaut und von den Gefässen umfasst wird. Die Thyreoidea entsteht von der Zungenwurzel aus als epithelialer, sprossentreibender Kanal, der anfangs am späteren Foramen coecum ausmündet. Die Epithelstränge zerlegen sich später durch Einschnürung in die einzelnen geschlossenen Blasen. Auch die Anlage der Thymus ist ursprünglich rein epithelial, indem sie sich von dem Epithel der dritten Schlundtasche beiderseits als paariger knospenbildender Schlauch abschnürt. Die beiden Schläuche verwachsen in der Mittellinie, worauf das Organ durch massenhaft einwandernde Leucocyten lymphoiden Charakter annimmt.

2. Organe des Mesoderms.*)

Die Entwickelung der willkürlichen Muskulatur geht von den lateralen (an das Ektoderm angrenzenden) Theilen der Urwirbel aus. Diese wandeln sich in die sogenannten Muskelplatten um, von welchen die Muskulatur dorsalwärts über das Medullarrohr, ventralwärts in die (anfangs nur aus Ektoderm und Hautplatte bestehende) Bauchwand wächst. Ob die Extremitätenmuskeln, wie bei niederen Wirbelthieren, gleichfalls von den Muskelplatten abzuleiten oder auf eine selbstständige Anlage zurückzuführen sind, ist noch fraglich.

Die medialen (an Medullarrohr und Chorda angrenzenden) Theile der Urwirbel treten in Beziehung zur Bildung des Achsenskeletes (Wirbelsäule, Rippen und Brustbein). Sie verschmelzen in der Längsrichtung und umwachsen Rückenmark und Chorda, welche letztere zu einem bis zur künftigen Hypophysis cerebri reichenden cylindrischen Stab von knorpelartigem Gewebe geworden ist. So entsteht eine ungegliederte häutige Wirbelsäule. In dieser bilden sich zu Anfang des zweiten Fötalmonates die Chorda umfassende, discrete Knorpelringe, die knorpeligen Wirbelkörper,

*) Von manchen Autoren werden die aus dem Mesoderm hervorgehenden Organe in zwei Gruppen eingetheilt, von denen die eine die willkürliche Muskulatur, sowie die Harn- und Geschlechtsorgane in sich begreift, während in der anderen unter dem gemeinsamen Namen, „Organe des Mesenchyms“ die Bindesubstanzen, Blutgefässsystem und Skelet zusammengefasst werden.

während aus den nicht zu Knorpeln sich umbildenden Theilen der häutigen Wirbelsäule die Ligamenta intervertebralia und die übrigen Wirbelbänder werden. Von den Wirbelkörpern aus wachsen knorpelige Halbbogen um das Rückenmark, welche sich im vierten Monat über diesem schliessen. Bis dahin wird die dorsale Bedeckung des Medullarrohres durch einen Theil der häutigen Wirbelsäule („obere Vereinigungshaut")*) hergestellt. Schon gegen Ende des zweiten Fötalmonates beginnen die knorpeligen Wirbel zu verknöchern, und zwar von drei Punkten aus: zuerst tritt je ein Ossifikationspunkt in jeder Bogenhälfte und dann ein dritter im Wirbelkörper auf, bis endlich aus den knorpeligen Wirbeln knöcherne geworden sind. (Drittes bis achtes Jahr.) Die Chorda dorsalis schwindet mit dem Auftreten der Ossifikationspunkte in den Wirbelkörpern, bleibt dagegen erhalten in den Ligamenta intervertebralia und ist in Resten auch noch beim Erwachsenen vorhanden.

Gleichfalls Abkömmlinge der Urwirbel sind die Rippen, welche im zweiten Fötalmonate als kurze, von den Wirbelkörpern getrennte Knorpelstäbe entstehen und noch in diesem Monate einen Verknöcherungspunkt erkennen lassen. Das Sternum wird aus zwei getrennten Hälften gebildet, indem die ventralen verbreiterten Enden der fünf bis sieben vorderen Rippen sich jederseits zu einem länglichen Knorpelstreifen vereinen, der mit dem entsprechenden Knorpelstreifen der anderen Seite verschmilzt**). Die Verknöcherung des Sternum beginnt im sechsten Fötalmonat und zwar von vielen Punkten aus.

Das vordere Ende des Medullarrohres (das Gehirn) ist von den Urwirbelplatten des Kopfes umschlossen, welche die sogenannten Kopfplatten darstellen. Diese bilden den häutigen (Primordial-) Schädel, dessen Basis am stärksten entwickelt ist und in ihrem hinteren Abschnitte das Vorderende der Chorda dorsalis birgt. Im zweiten Fötalmonate beginnt der häutige Schädel zu verknorpeln (knorpeliger Primordialschädel), und zwar nur an der Basis, während Dach und Seitentheile (grösstentheils) häutig bleiben. Im dritten Monat verknöchern nicht nur die knorpeligen Schädeltheile (knorpelig vorgebildete oder primordiale Knochen)***), sondern auch die häutig gebliebenen Abschnitte des Schädels (Deck-

*) Die sog. „untere Vereinigungshaut" ist identisch mit der primitiven aus Ektoderm und Hautplatte bestehenden Bauchwand.

**) Ausbleiben der Verwachsung beider Hälften führt zu der noch beim Erwachsenen zuweilen vorhandenen, von Bindegewebe ausgefüllten Fissura sterni.

***) Solche sind: Hinterhauptbein (obere Hälfte des Schuppentheiles ausgenommen), Keilbein, Siebbein, Felsenbeine und untere Nasenmuscheln.

oder Belegknochen).*) Knorpelig erhalten bleiben nur die äusseren Nasenknorpel und das Septum narium.

Auch im Mesoderm der Kiemenbogen treten Knorpel und Knochen auf. Der erste Kiemenbogen entwickelt in seinem dorsalen Ende den (mit Ausnahme des langen Fortsatzes) anfangs knorpeligen, später knöchernen Hammer und den Ambos; ersterer setzt sich durch einen langen Knorpelstreifen in den Unterkieferfortsatz fort; dieser Streifen (Meckel'scher Knorpel) verkümmert vom sechsten Fötalmonate an. Der hintere Abschnitt wird zu dem Ligam. laterale int. des Unterkiefergelenkes. Die Knochen des Unterkieferfortsatzes sowohl, wie diejenigen des Oberkieferfortsatzes**) sind Deckknochen. Im zweiten Kiemenbogen entsteht gleichfalls ein Knorpelstab, aus dessen dorsalem Ende der mit dem Schädel verbundene Proc. styloideus wird, während das ventrale Ende sich zum kleinen Zungenbeinhorne gestaltet; der mittlere Abschnitt wird zum Ligam. stylohyoideum. Die Schenkel des Steigbügels stammen von dem hinteren Ende des zweiten Kiemenbogens, während dessen Platte aus dem knorpeligen Labyrinth hervorgeht. Im dritten Kiemenbogen entwickelt sich nur an dem ventralen Ende Knorpelgewebe, aus welchem Körper und grosse Hörner des Zungenbeines entstehen.

Die Anlagen der Extremitäten erscheinen gegen Ende der dritten Woche als kurze, zur Seite des Rumpfes auftretende abgeplattete Höcker (siehe Fig. 64), die aus gleichartigem mesodermalem Gewebe und einem Ektodermüberzug bestehen. In der fünften Woche gliedert sich an ihnen vorne Hand bez. Fuss ab. Ober- und Unterarm bez. Ober- und Unterschenkel sind in der sechsten Woche zu unterscheiden. Allmählich tritt die überall knorpelige Anlage der Extremitäten, sowie des Schulter-***) und Beckengürtels auf, und zwar so, dass die dem Rumpfe näher gelegenen Anlagen früher deutlich sind, als die entfernteren. Die Verknöcherung beginnt im dritten Monat.

Das Herz zeigt sich in paariger Anlage schon bei dem noch flach ausgebreiteten Embryo. Am Rande der Parietalzone der Kopfgegend (an der in Fig. 53 mit *hz* bezeichneten Stelle) findet sich beiderseits eine in die Pleuroperitonealhöhle eingestülpte Falte der

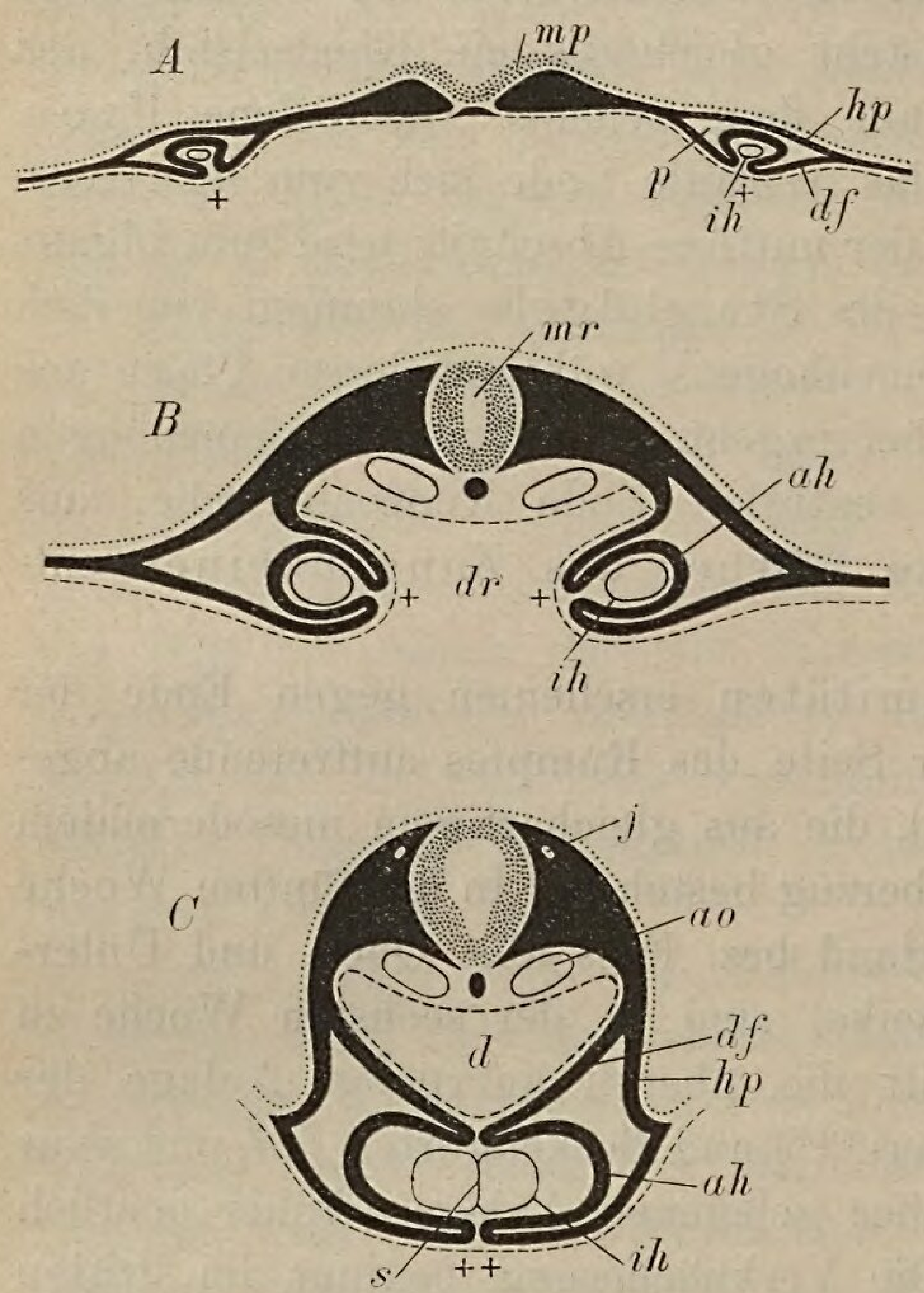
*) Solche sind: obere Häfte der Hinterhauptschuppe, Scheitelbeine, Stirnbeine, Nasenbeine, Schläfenbeinschuppe, Paukenringe, Thränenbeine, Pflugschaarbeine und Zwischenkiefer.

**) Es sind das: Die innere Lamelle des Proc. pteryg., Gaumenbeine, Oberkiefer und Jochbeine.

***) Nur die Clavicula gleicht in ihrer Entwickelung mehr den Belegknochen.

Darmfaserplatte, welche ein Endothelrohr umschliesst (Fig. 66 *A ih*). Die Vereinigung dieser doppelten Herzanlagen zu einem einfachen Herzen steht in nächster Beziehung zu der Bildung des Darmes. Indem aus der anfangs (*A*) flachausgebreiteten Embryonalanlage bei der Abschnürung von der Keimblase zunächst die Darmrinne (*B*, *dr*) und endlich durch ventrale Vereinigung der Seitenränder der Darm (*C*, *d*) wird, rücken gleichzeitig die Herzanlagen immer mehr zusammen und verschmelzen schliesslich zu einem einfachen aus Endothel (*ih* innere Herzhaut) und Darmfaserplatte (*ah* äussere Herzhaut) bestehenden Rohr. Das anfänglich noch mit einem Septum (*s*) versehene Endothelrohr wird zum Endocard, die umhüllende Darmfaserplatte liefert Myo- und Pericard. Vorne geht das nunmehr einen einfachen gestreckten Schlauch darstellende Herz in den Truncus arteriosus, aus welchem die beiden Aorten entspringen, über. Diese laufen zu beiden Seiten des Kopfdarms nach vorn und dorsalwärts, biegen um und ziehen rückwärts bis zum Hinterende des Embryo. Während dieses Verlaufes geben sie eine Reihe lateraler Aeste, Arteriae omphalo-mesentericae ab, welche über den embryonalen Körper heraustretend sich im Mesoderm des Gefässhofes ausbreiten und schliesslich in eine Randvene münden. Mit dieser hängt ein Netzwerk venöser Gefässe zusammen, welche, sich zu zwei Stämmen, den Venae omphalomesenteriae, sammelnd, in das hintere Ende des Herzschlauches einmünden. Nur eine kleine Stelle des Gefässhofes unmittelbar unter dem Kopfende bleibt gefässlos. Mit der Rückbildung des Dottersackes wird auch dieser erste Kreislauf (Dotterkreislauf) zurückgebildet und verschwindet nach kurzem Dasein.

Fig. 66.

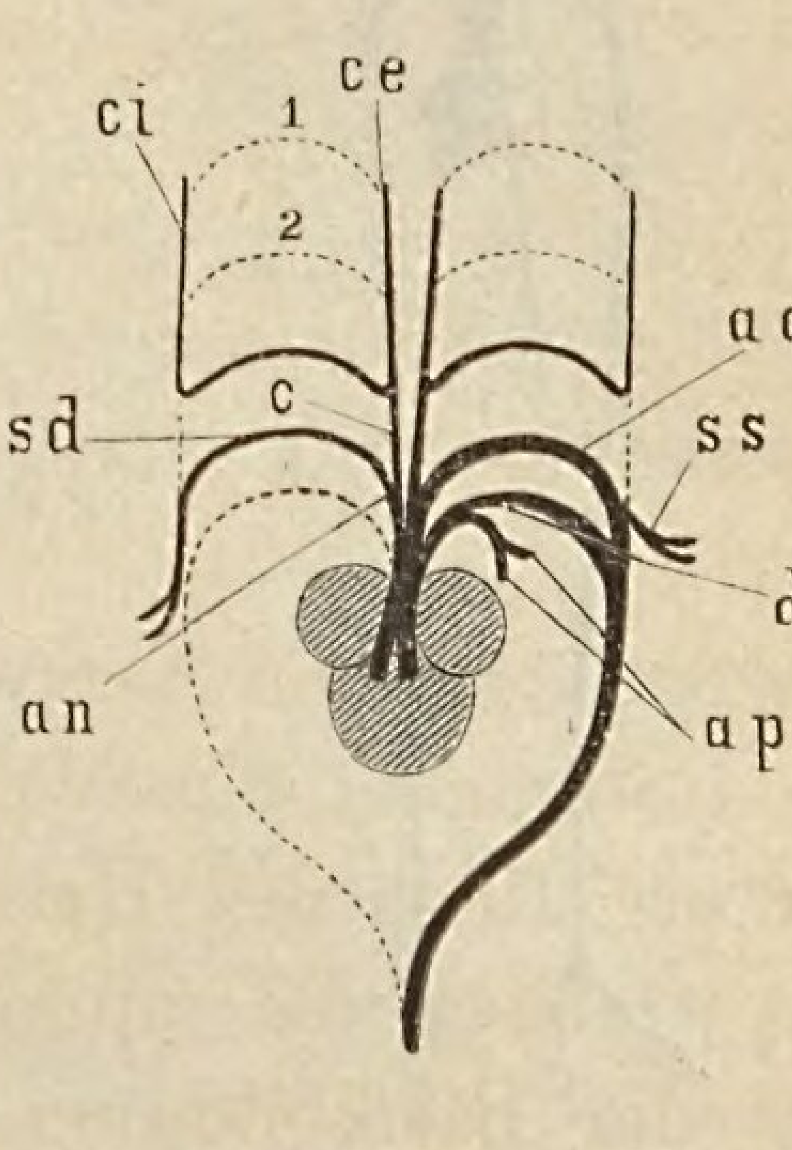


Schemata von Querschnitten zur Entwickelung des Herzens aus paariger Anlage.
mp Medullarplatte, *mr* Medullarrohr, *hp* Hautplatte, *df* Darmfaserplatte, *ah* äussere Herzhaut, *ih* innere Herzhaut (Endothel), *s* Septum, *ao* aorta descendem, *j* vena jugularis.

Der anfangs gestreckte Herzschlauch wird bald darauf S-förmig gekrümmt und lässt dann drei Abtheilungen unterscheiden, eine hintere, den späteren Vorhoftheil, eine mittlere, den Kammertheil und eine vordere, den Truncus arteriosus. Die Krümmung nimmt weiterhin in der Art zu, dass der Vorhoftheil in die Höhe steigend dorsalwärts von dem Kammertheil zu liegen kommt. Dabei entwickeln sich an dem Vorhoftheil zwei seitliche Ausbuchtungen, die auffallend grossen Herzohren. Schon in der vierten Woche tritt die Trennung des Vorhoftheiles in die beiden Vorkammern durch das von der oberen und hinteren Wand herabwachsende Septum atriorum ein; die Verbindung beider Vorkammern bleibt jedoch noch bis zur Geburt durch einen secundär auftretenden Defekt in dem Septum, das Foramen ovale, erhalten. Ein wenig später beginnt auch die äusserlich durch den Sulcus interventricularis angedeutete Trennung in die beiden Kammern, dadurch dass von der unteren und hinteren Wand des Kammertheiles das Septum ventriculorum nach aufwärts gegen die Atrioventrikularöffnung emporwächst. In der siebenten Woche ist die Trennung der Ventrikel eine vollständige. Schliesslich zerfällt auch der Truncus arteriosus der Länge nach durch eine aus zwei sich entgegenwachsenden Falten hervorgehende Scheidewand in die Aorta und die Arteria pulmonalis. Die drei genannten Scheidewände treten also ursprünglich selbständig auf. Das Septum der Ventrikel verwächst mit demjenigen im Truncus arteriosus und die Aorta tritt mit dem linken, die Pulmonalis mit dem rechten Ventrikel in Verbindung.

Die grossen Arterien des Körpers sind auf eine vollkommen symmetrische Anlage zurückzuführen, aus welchen durch Rückbildung bestimmter Bahnen die definitive asymmetrische Anordnung in folgender Weise sich ableitet. Zu den aus dem Truncus arteriosus entspringenden beiden Aorten, welche bogenförmig den Kopfdarm umgreifend sich nach hinten wenden, gesellen sich mit dem Auftreten der Kiemenbögen noch vier weitere Bogenpaare, die alle hinter den zuerst aufgetretenen Aortenbögen liegen. Die fünf Bogenpaare bestehen indessen niemals gleichzeitig; es verschwinden vielmehr die vordersten Bögen, ehe die hintersten ausgebildet sind. Die beiden vordersten Bogenpaare (Fig. 67 1, 2) verschwinden in ihrem mittleren Theile jederseits; aus dem Anfangstheile des dritten Bogenpaares entwickeln sich die Carotiden (*c*); aus dem Haupttheil des

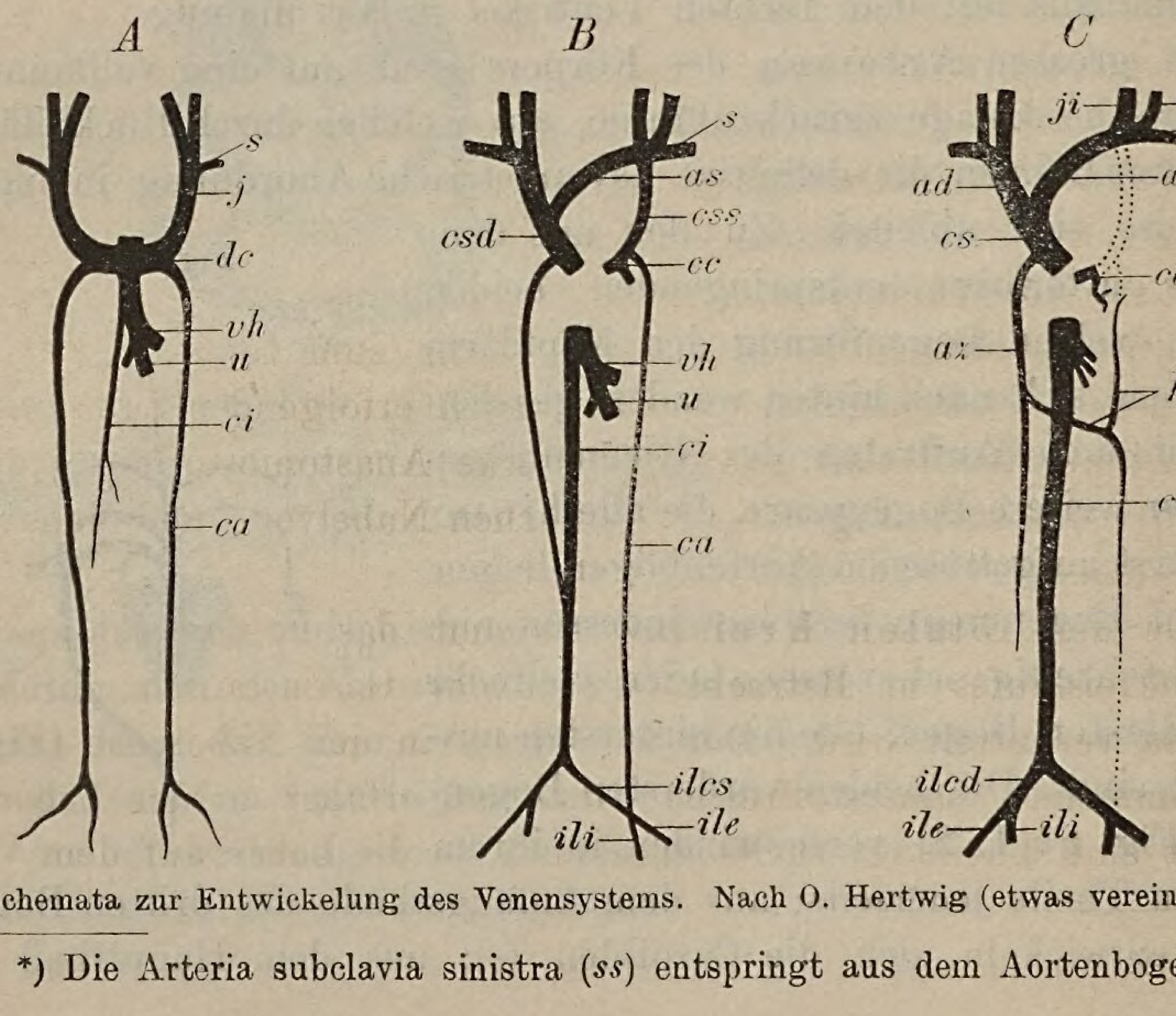
Fig. 67.



dritten Bogens und den Seitentheilen des ersten und zweiten Bogenpaares (im Schema) gehen die Carotis interna und externa (*ci* und *ce*), hervor, der vierte wird rechterseits in seinem Anfangstheil zur Arteria anonyma (*an*), in seinem Bogentheil zur Arteria subclavia dextra (*sd*),*) linkerseits zum Aortenbogen (*ao*), der nach hinten ziehend sich in die aus der Verschmelzung der beiden primitiven Aorten hervorgegangene unpaare Aorta abdominalis fortsetzt. Vom fünften Bogenpaare vergeht der rechte Theil, der linke wird in seinem Anfangsstück zum Lungenarterienstamme, aus welchem die beiden Lungenarterien (*ap*) entspringen. Der Bogentheil mündet in die Aorta und wird zum Ductus Botalli (*db*), welcher nach der Geburt obliterirt.

Auch die Anlage der Venen ist ursprünglich, abgesehen von der unpaar auftretenden Vena cava inferior, eine symmetrische. Ausser den oben genannten Venae omphalomesentericae (Dottervenen) münden in den Vorhoftheil des Herzens anfangs noch die Venen der Allantois, Venae umbilicales (Nabelvenen). Von diesen vergeht bald die rechte, während die linke mit der Zunahme des durch die Allantois vermittelten Placentarkreislaufes immer stärker wird. Mit der Rückbildung des Dottersackes geht diejenige der Dottervenen Hand in Hand. Das Blut des Vorderkörpers wird durch die Venae jugulares (Fig. 68 *A*, *j*), das der hinteren Körpergegend durch die Venae cardinales (*ca*) dem Herzen wieder zugeführt. Beide vereinigen sich

Fig. 68.



Schemata zur Entwickelung des Venensystems. Nach O. Hertwig (etwas vereinfacht).

*) Die Arteria subclavia sinistra (*ss*) entspringt aus dem Aortenbogen.

vor der Einmündung in den Vorhof zu den kurzen Stämmen der Ductus Cuvieri (*dc*). Die Vena cava inferior tritt um diese frühe Zeit als ein schwaches Gefäss auf (*A*, *ci*). Die Ductus Cuvieri werden nach dem Auftreten der Venae subclaviae (*s*) zu den anfangs paarigen oberen Hohlvenen (*B*, *csd* und *css*). Von diesen setzt sich die linke durch eine quere Anastomose (die Anlage der Vena anonyma sinistra *B*, *C*, *as*) mit der rechten in Verbindung, worauf der untere Theil der linken bis auf den sich erhaltenden Sinus coronarius cordis (*cc*) verödet (in *C* punktirt). In der hinteren Körperhälfte gewinnt die Vena cava inferior allmählich über die Venae cardinales die Oberhand. Ihr Ende tritt in Verbindung*) mit der rechten Vena cardinalis (*B*), die dadurch von hier an zu dem hinteren Theil der unteren Hohlvene wird. In der Beckengegend bildet sich zwischen diesem und der linken Vena cardinalis eine Anastomose, die Anlage der Vena iliaca communis sinistra (*B*, *ilcs*). Hierdurch erfährt der untere Theil der linken Cardinalvene (in *C* punktirt) eine Rückbildung; während zwischen der oberen und der rechten Cardinalvene eine quere Anastomose auftritt. So werden aus den ursprünglichen Cardinalvenen die Vena hemiazygos und Vena azygos (*hz* und *az*).

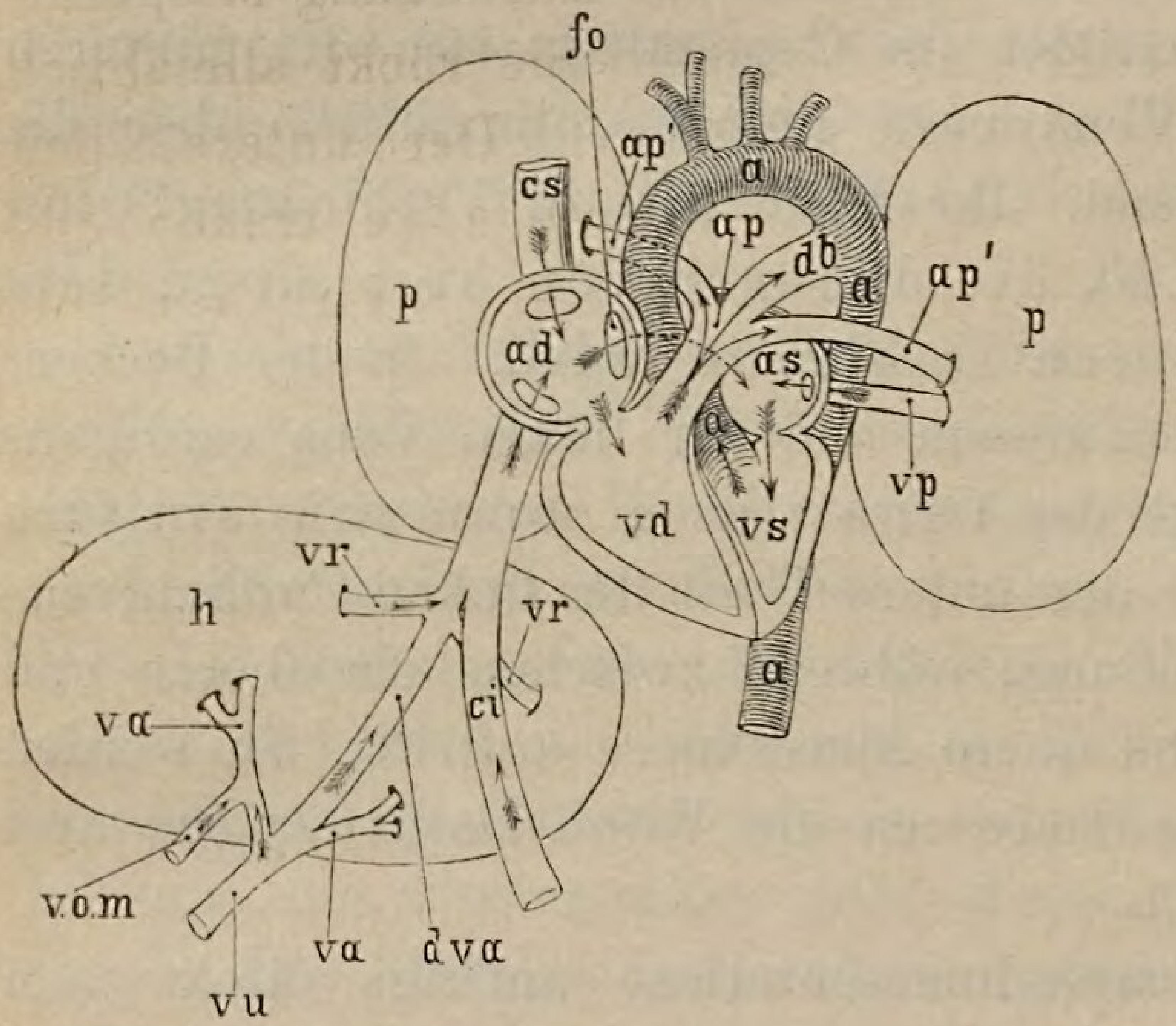
Während die Venae omphalomesentericae anfangs direkt zum Herzen verlaufen, wird mit dem Auftreten der Leber diese in das Stromgebiet der Dottervenen eingeschaltet, wodurch der erste Leberkreislauf zu stande kommt. Aus den Dottervenen, die später zu einer einzigen werden, führen nun zur Leber die Venae hepaticae advehentes, von der Leber wieder in das Ende der Dottervenen am Vorhof die Venae hepaticae revehentes. Darauf verödet die rechte Nabelvene, während die linke unter die Leber tritt und sich mit den Dottervenen verbindet. Diese Verbindung wird allmählich zum Hauptstamm der Nabelvene und führt zeitweise das gesammte Nabelvenenblut durch die Leber zum Herzen. Mit dem Wachsthum der Placenta und der zugleich erfolgenden Zunahme des Nabelvenenblutes bildet sich eine starke Anastomose, der Ductus venosus Arantii (Fig. 69 *dva*) zwischen Nabelvene und Vena cava inferior aus.

Für den fötalen Kreislauf kommt das Fehlen des späteren Lungenkreislaufes in Betracht, da ja der Gasaustausch durch die Placenta vermittelt wird. Der von dieser in der Nabelvene (Fig. 69 *vu*) kommende, sauerstoffreiche Blutstrom erfährt an der Leber angelangt eine Theilung; theils durchläuft er die Leber auf dem Wege

*) Die Verbindungsstelle entspricht der Einmündung der Vena renales.

der zu und abführenden Lebervenen (*va* und *vr*), und zwar vereint mit dem venösen Blut der Vena omphalomesenterica (*vom*), theils gelangt er durch den Ductus venosus Arantii (*dva*) direkt zur Vena cava inferior (*ci*). Aus dieser tritt das gemischte Blut in den rechten Vorhof (*ad*), wo es mit dem venösen Blute der Vena cava superior (*cs*) zusammentrifft. Von da fliesst es grösstentheils durch das Foramen ovale (*fo*) in den linken Vorhof (*as*), dann in den linken Ventrikel (*vs*) und in die Aorta (*a*). Eine geringere Menge Blut strömt mit demjenigen aus der Vena cava superior durch das Ostium atrioventriculare dextrum in die rechte Kammer (*vd*). Aus dieser geht der Blutstrom durch den Lungenarterienstamm (*ap*) zum kleineren Theil durch die Lungenarterienäste (*ap'*), Lungen (*p*) und Lungenvenen (*vp*) in den linken Vorhof (*as*) und in die linke Kammer (*vs*). Der Hauptstrom jedoch wird direkt durch den Ductus Botalli (*db*) in die Aorta descendens geleitet. Durch die Arteriae umbilicales, die Hauptendäste der Aorta abdominalis, läuft das Blut wieder zur Placenta zurück, um neuen Sauerstoff aufzunehmen. Nach der Geburt obliterieren Foramen ovale, Ductus Botalli und die Nabelgefässe. Der Gaswechsel des Blutes findet alsdann in der Lunge statt.

Fig. 69.



Der aus den Seitenplatten unter Betheiligung des Ektoderms hervorgegangene Urnierengang (siehe S. 458) ist anfangs solid, wird später hohl und öffnet sich dann, von vorn nach hinten weiter wachsend, in den innerhalb des Embryo gelegenen Theil der Allantois (Urachus), nahe der Kloake. Schon ehe dies geschehen ist, ist medial vom Urnierengang eine aus dem ursprünglichen Verbindungsstück von Seitenplatten und Urwirbel hervorgegangene Reihe zapfenförmiger Gebilde, Segmentalbläschen, entstanden, welche bald hohl werdend sich mit dem Urnierengang verbinden. Die Bläschen wachsen in Schläuche aus, die sich schlängelnd zu einer kompakten Masse, der Urniere (Wolff'scher Körper) vereinigt werden, indem jeder Schlauch ein Gefässknäuel umwächst und so ein Malpighisches Körperchen entstehen lässt. Die Urniere bildet einen gestreckten, dicht der

Wirbelsäule jederseits anliegenden Körper. Sie gehört den vielen nicht bleibenden Organen des Embryo an, hat jedoch insofern Bedeutung, als sich von ihr bestimmte in den Dienst des Geschlechtsapparates tretende Theile ableiten. Die bleibende Niere entsteht erst später dadurch, dass der Urnierengang dicht über seiner Einmündungsstelle einen hohlen Spross treibt. Der obere Theil dieses gewundenen Sprosses wird, indem er sich unter fortgesetztem Wachsthum in gewundene Aestchen, an denen es zur Ausbildung Malpighischer Körperchen kommt, theilt, zur Niere.*) Sie rückt allmählich nach oben hinter das obere Ende der Urniere. Der untere Theil wird zum Ureter, der sich bald vom Urnierengange trennt und selbständig in den Sinus urogenitalis mündet. Die Harnblase entsteht aus dem sich erweiternden Anfangstheile des Urachus.

Die Bildung der Nebennieren aus dem Mesoderm ist noch nicht vollständig aufgeklärt. Auffallend ist die stattliche Grösse der Nebennieren in früher embryonaler Zeit, wo dieselben die Nieren bei weitem an Masse übertreffen.

Die in der fünften Fötalwoche bei beiden Geschlechtern noch gleich beschaffenen Geschlechtsdrüsen (vergl. das Schema Fig. 70 *k*) sind in ihrer ersten Anlage auf das medial von den Urnieren liegende Epithel der Leibeshöhle, das Keimepithel, zurückzuführen. Durch Wucherung dieses Epithels, dessen Zellen zum Theil zu Eizellen werden, entsteht (natürlich unter Betheiligung des Mesoderms) der Eierstock. Eine ähnliche Wucherung tritt bei dem männlichen Geschlecht als Anlage des Hodens ein. Ob jedoch die (den Eizellen entsprechenden) samenbildenden Zellen der gewundenen Hodenkanälchen auf die Zellen des Keimepithels zurückzuführen sind, ist noch fraglich. Die Tubuli recti und das Rete testis wachsen jedenfalls von der Urniere in die Hodenanlage hinein. Neben den Urnierengängen (*ug*) bilden sich frühzeitig aus trichterförmigen Einstülpungen des Epithels der Leibeshöhle die Müller'schen Gänge (*m*), welche nach hinten wachsend vereinigt in den Sinus urogenitalis ausmünden. Urniere, Urnierengänge und Müller'sche Gänge erfahren etwa von der neunten Fötalwoche an bei dem männlichen (siehe Fig. 71) und dem weiblichen Geschlecht (Fig. 72) eine verschiedene weitere Verwendung.

Bei dem männlichen Geschlecht wird der vordere oder Geschlechtstheil der Urniere (*e*) zu dem Kopf des Nebenhodens; der Urnierengang wandelt sich in den Körper und Schwanz des Neben-

*) Nach anderen Autoren entsteht nur die Marksubstanz der Niere vom Ureter aus, während die Rindensubstanz einen besonderen erst secundär mit der ersten Anlage in Verbindung tretenden Ursprung aus der Mittelplatte hat.

hodens, sowie in das Vas deferens (*vd*) um, aus welchem die Samenblasen (*vs*) hervorsprossen. Von dem hinteren Theil der Urniere erhalten sich als unbedeutende Reste die vasa aberrantia des Nebenhodens und die Paradidymis oder das Organ von Giraldès (beides nicht in das Schema eingezeichnet). Die Müller'schen Gänge gehen bis auf die verschmolzenen unteren Enden, die zum Uterus masculinus (Vesicula prostatica) werden, sowie die ungestielte Hydatide des Nebenhodens, welche auf das obere Ende des Müller-schen Ganges zurückzuführen ist, verloren. Die Hinabwanderung des Hodens in den Hodensack (Descensus testiculorum) ist im neunten Monat beendet.*)

Fig. 70.

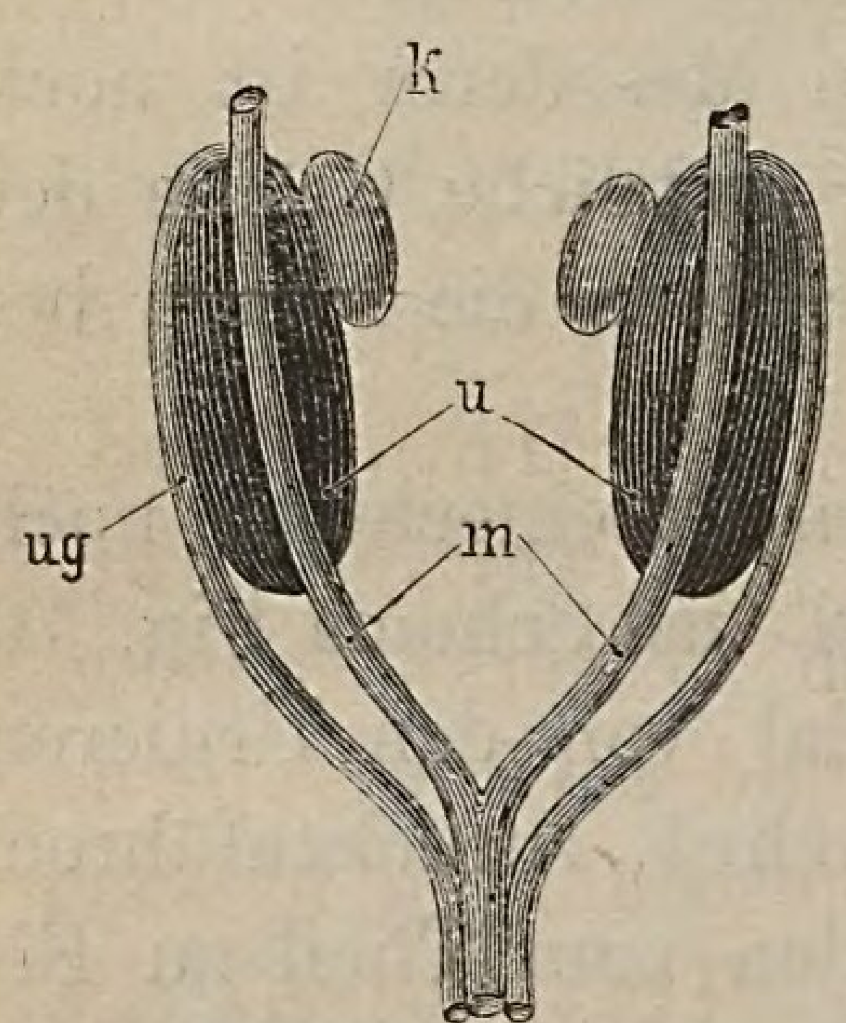


Fig. 71.

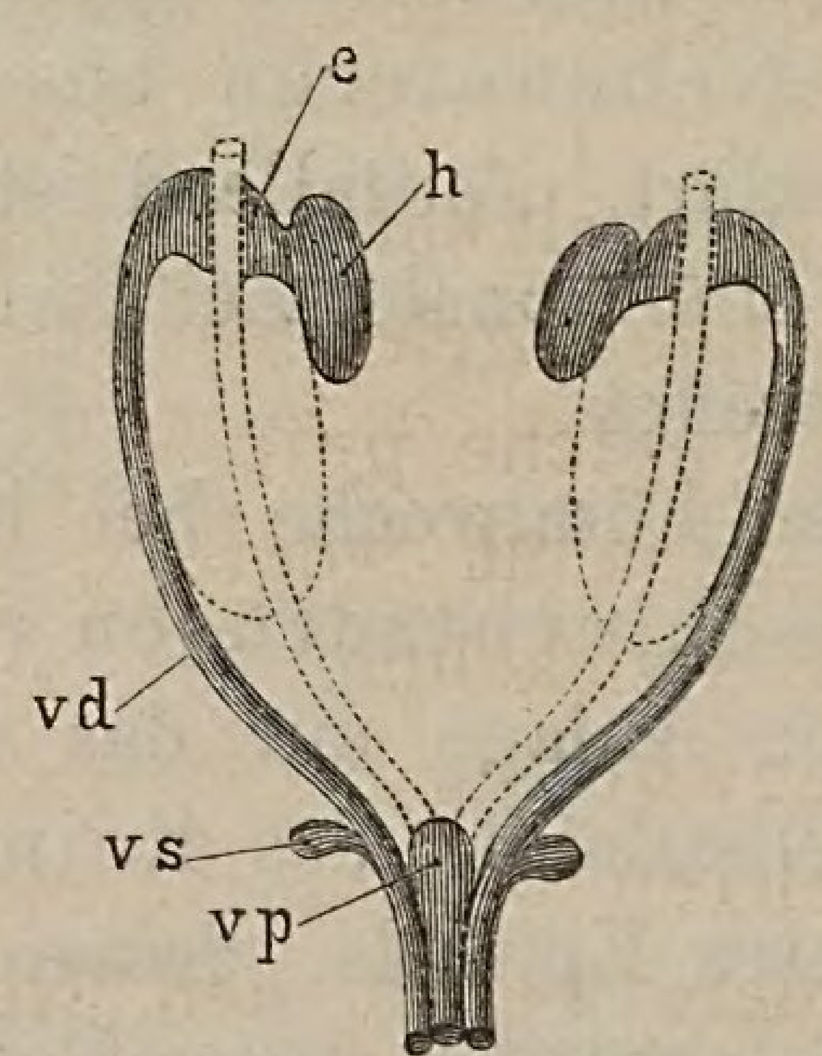
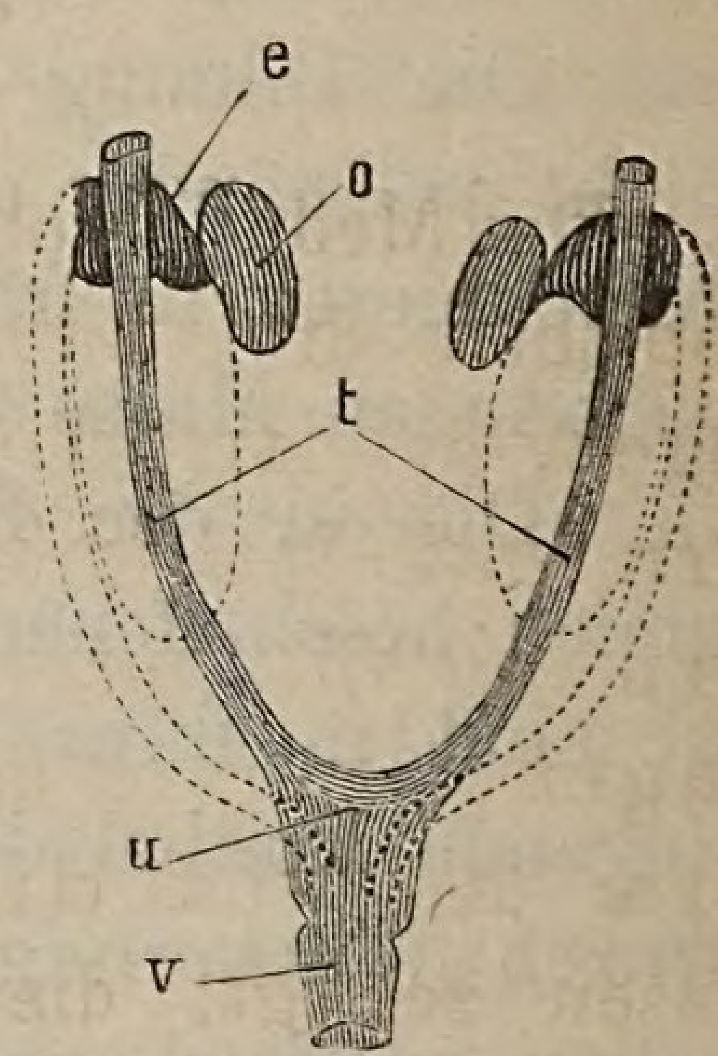


Fig. 72.



Bei dem weiblichen Geschlechte erhalten sich gleichfalls Reste der Urniere. Von dem Geschlechtstheil derselben rührt noch der im Ligam. latum eingeschlossene Nebeneierstock (Epoophoron *e*) her. Der hintere Theil verschwindet bis auf das kleine Paroophoron (nicht in das Schema eingezeichnet). Die Urnierengänge bilden sich zurück; nur bei einigen Thieren erhalten sie sich als sogenannte Gartner'sche Canäle in der Uteruswandung. Zu hoher Entwickelung gelangen die Müller'schen Gänge. Die paarigen (vorderen) Theile werden zu den Tuben (*t*), der unpaare Abschnitt gestaltet sich zu Uterus (*u*) und Vagina (*v*).

Auch die äusseren Genitalien sind im Anfang bei beiden Geschlechtern gleich beschaffen. In der sechsten Fötalwoche findet man, schon vor der Scheidung der Kloake in Anus und Sinus urogenitalis, vor der Kloakenmündung den Geschlechtshöcker und seitlich von diesem die zwei Geschlechtsfalten. Bald tritt nun an der Unterseite des Geschlechtshöckers die bis zur Kloakenmündung laufende

*) Unvollständiger Descensus, wie er bei Neugebornen gelegentlich zur Beobachtung kommt, wird als Kryptorchismus bezeichnet.

Geschlechtsfurche auf. Gegen die zehnte Woche erfolgt endlich sowohl die Scheidung der Kloake und die Bildung des Dammes, als auch die Differenzierung des Geschlechtes. Beim männlichen Geschlechte wird der Geschlechtshöcker lang und länger und dadurch zum Penis, die Ränder der Geschlechtsfurche verwachsen zur Harnröhre*), die Geschlechtsfalten vereinigen sich in der Medianlinie zur Bildung des Scrotum. Beim weiblichen Geschlechte wird der Geschlechtshöcker zur Clitoris, die Geschlechtsfurche schliesst sich nicht, die nicht verwachsenden Geschlechtsfalten werden zu den Labia majora, die Ränder der Geschlechtsfurche zu den Labia minora.

3. Organe des Ektoderms.

Das Medullarrohr entwickelt bald nach seinem Verschluss an seinem Kopftheil drei hintereinander gelegene bläschenförmige Anschwellungen, die Hirnblasen, welche primäres Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn genannt werden. Das primäre Vorderhirn zerfällt mit der Entwickelung der seitlich hervorknospenden Augenblasen in das secundäre Vorderhirn und das Zwischenhirn. Auch das Hinterhirn wird durch eine Einschnürung in zwei Blasen zerlegt; die vordere behält den Namen Hinterhirn, die hintere heisst Nachhirn. So sind fünf Hirnblasen entstanden.

Indem diese Theile gegenseitige Verschiebungen erfahren, in ganz verschiedenem Grade wachsen, die Gesammtanlage typische Krümmungen um eine quere Achse erfährt, und die Wandungen sich hier stark verdicken, dort eine starke Verdünnung erleiden, wird allmählich der bleibende Zustand erreicht. Das secundäre Vorderhirn wächst ausserordentlich und lagert sich von oben und von den Seiten her über die übrigen ursprünglich hinter ihm gelegenen Hirnblasen. So wird es zum Grosshirn, das durch die Entwickelung eines von oben entgegenwachsenden bindegewebigen Fortsatzes, der Sichel, eingestülpt und in die beiden Hemisphären zerlegt wird. Streifenhügel, Balken und Fornix stammen gleichfalls vom Vorderhirn. Aus dem Zwischenhirn werden die Sehhügel und die Theile am Boden des dritten Ventrikels. Das im Wachsthum zurückbleibende Mittelhirn gestaltet sich zu den Vierhügeln und Hirnschenkeln, während das Hinterhirn das Kleinhirn und die Brücke, das Nachhirn die Medulla oblongata bildet. Die ursprünglich einfachen Hohl-

*) Offenbleiben der Geschlechtsfurche führt zu der als Hypospadie bezeichneten Missbildung.

räume erleiden die (sich von selbst ergebenden) Umwandlungen in die Ventrikel und den Aquaeductus Sylvii.

Der sich anschliessende Theil des Medullarrohres wird zum Rückenmark, dessen Centralkanal anfangs eine relativ sehr grosse Weite hat. Bis zum vierten Fötalmonat füllt das Mark den ganzen Wirbelkanal aus. Von jetzt ab wächst es langsamer, als die Wirbelsäule, so dass es beim Neugebornen nur bis zum dritten, beim Erwachsenen nur bis zum ersten Lendenwirbel sich erstreckt. Die Spinalganglien schnüren sich von dem Medullarrohr als anfänglich continuirliche Leisten ab, an welchen erst später die Segmentierung eintritt. Bezüglich der cerebrospinalen und der sympathischen Nerven geht die Anschauung der meisten Forscher dahin, dass dieselben aus dem Gehirn und Rückenmark hervorwachsen. Die Ganglien des Grenzstranges schnüren sich von der Anlage der Spinalganglien ab.

An dem Vorderhirn bilden sich frühzeitig zwei seitliche Ausstülpungen, die Augenblasen, welche durch einen (hohlen) Stiel, den primitiven Nervus opticus, mit demselben in Verbindung bleiben. Die Augenblase erfährt eine doppelte Einstülpung, eine an der lateralen, nach dem Ektoderm gewandten, eine zweite an der unteren Seite. Die erste führt zur Bildung der Linse. Aus einer anfänglichen Verdickung des Ektoderms (Fig. 73 *l*) und darauf folgenden Einstülpung (Linsengrube Fig. 74 *l*) entsteht die Linse als eine vom äusseren Keimblatt sich abschnürende Hohlkugel (Fig. 75 *l*).

Fig. 73.

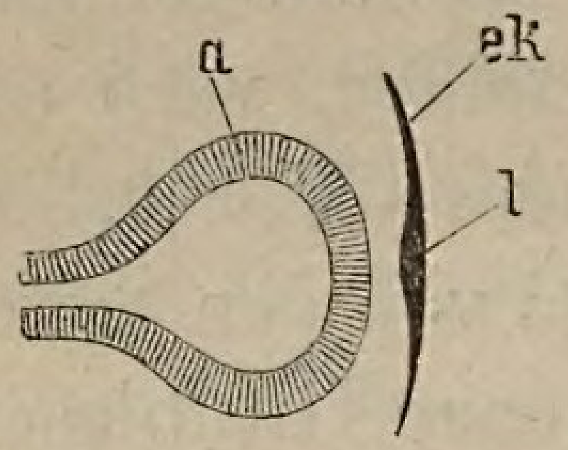


Fig. 74.

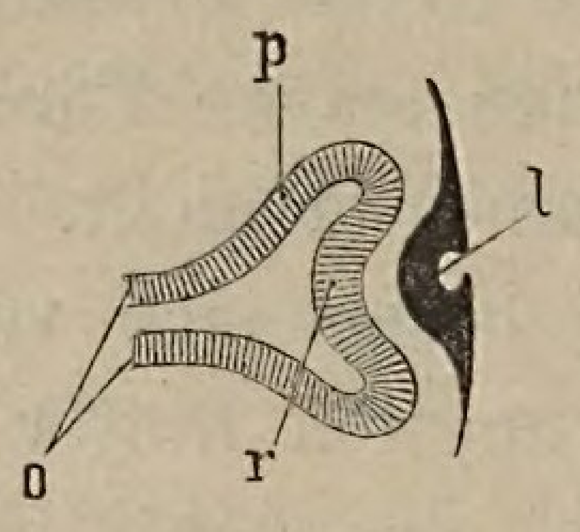
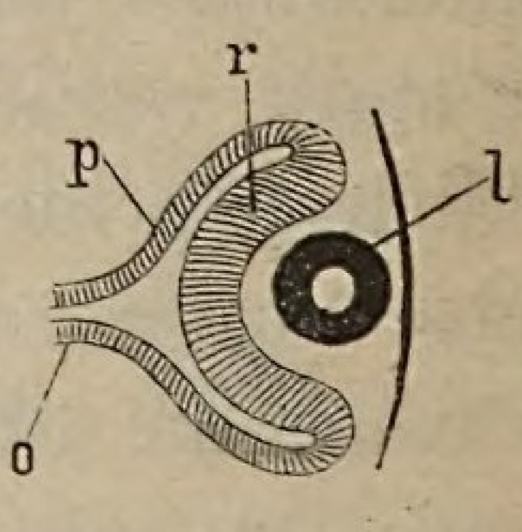


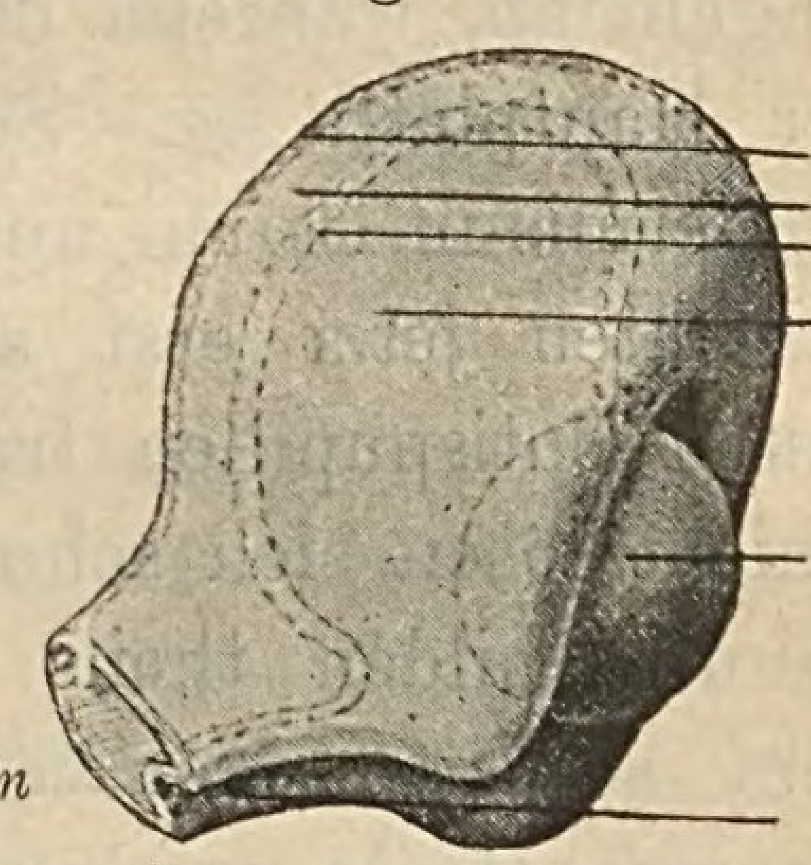
Fig. 75.



Die Zellen der medialen Wand dieser Kugel wachsen gegen die lateralen hin zu den langen Linsenfasern aus, so dass der Hohlraum verschwindet, während die Zellen der lateralen Wand sich abplatten und in das Linsenepithel umwandeln. Da die Linseneinstülpung gegen die Augenblase (*a*) hin erfolgt, wird aus dieser der doppelwandige Augenbecher (secundäre Augenblase Fig. 74 u. 75). An ihm unterscheidet man eine innere (distale) und eine äussere (proximale) Wandung. Erstere verdickt sich und wird zur Retina, letztere verdünnt sich und wird zum Pigmentepithel. Die gleichzeitig mit der Linseneinstülpung an der unteren Fläche der Augenblase auftretende Einstülpung wird durch das Hineinwachsen des Glas-

körpers vom Mesoderm her bedingt. Hierdurch entsteht die fötale Augenspalte (Fig. 76 *as*) welche später verwächst.*) Der an die Linse anstossende Rand der Augenblase wächst nach vorn unter Auflagerung von Mesoderm zum Corpus ciliare und zur Iris aus. Sclera und Cornea (letztere abgesehen von dem ektodermalen Epithel) sind Mesodermbildungen. Der Glaskörper des Fötus ist von zahlreichen Blutgefässen durchzogen, welche auf die Linse übergehend eine diese völlig umhüllende Gefässhaut (Tunica vasculosa lentis) erzeugen. Dieselbe ist bereits im zweiten Monat vorhanden, bildet sich jedoch vom siebenten Monat an zurück.**) Die Fasern des anfangs hohlen Nervus opticus (Fig. 76 *S*) wachsen wahrscheinlich wie die peripheren Nerven centrifugal d. h. vom Gehirn zur Retina.

Fig. 76.



Plastische Darstellung d. Augenbechers mit Linse u. Glaskörper. Nach O. Hertwig. *ab* äussere Wand; *ib* innere Wand des Bechers; *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet; *Sn* hohler Stiel, später Sehnerv; *aus* Augenspalte; *gl* Glaskörper; *l* Linse.

Die Entwickelung des Gehörorganes geht von einer grubenförmigen Einstülpung des Ektoderms (Gehörgrübchen) zu beiden Seiten des Nachhirns aus. Durch Abschnürung vom Ektoderm wandelt diese sich in ein geschlossenes Bläschen, das Gehörbläschen, um (Fig. 64 *B gb*), zu welchem vom Gehirn der Hörnerv tritt. Das Bläschen stellt die Anlage des häutigen Labyrinthes dar. Seine Wandungen erleiden die mannigfachsten Faltungen und Ausstülpungen. Zunächst tritt eine Sonderung in einen oberen länglichen Abschnitt, den Recessus labyrinthi und in einen anderen rundlichen Theil ein, aus welchem Schnecke, Vorhofsäckchen und Bogengänge hervorwachsen. Tuba Eustachii, Paukenhöhle und äusserer Gehörgang sind aus der ersten Schlund- und Kiemenfurche, deren Verschlussplatte die Anlage des Trommelfelles abgiebt, herzuleiten. Bezüglich der Gehörknöchelchen (siehe S. 471).

Das Geruchsorgan ist auf die paarige Anlage der vom Ektoderm her entstehenden Geruchsgrübchen (Fig. 64 *B gg*) zu beiden Seiten des Stirnfortsatzes zurückzuführen. Die Mündungen werden, indem sie nach der Mittellinie zusammenrücken, zu den Nasenlöchern, welche anfangs medial von den inneren, lateral von den äusseren Nasenfortsätzen begrenzt werden (s. Fig. 63). Die ersteren

*) Mangelhafter Verschluss der Spalte führt zu den als Coloboma chorioideae und Coloboma iridis bezeichneten Hemmungsbildungen.

**) In dem entgegengesetzten (seltenen) Falle kommt es zur Atresia pupillae congenita.

verschmelzen mit dem medialen Rand der Oberkieferfortsätze, die letzteren bilden die seitliche Wand der Nase und verwachsen mit dem oberen Rand der Oberkieferfortsätze.

Von dem Ektoderm stammt schliesslich noch die gesammte Epidermis mit den Haaren, Drüsenzellen der Hautdrüsen und den Nägeln ab, während die Cutis ein Produkt des Mesoderms und zwar der Hautplatte ist. Schon im ersten Monat ist die Sonderung der Epidermis in Horn- und Schleimschicht bemerkbar, doch sind beide Schichten jetzt erst aus einer einzigen Zellschicht aufgebaut. Die ersten Cutispupillen treten im sechsten Monat auf. Von der Hornschicht lösen sich schon vom zweiten Monate an oberflächliche Zellen ab und bilden theils zugleich mit dem Sekret der Hautdrüsen die vom sechsten Monate an ausgebildete Fruchtschmiere (Vernix caseosa), theils werden sie mit Liquor amnii und Haaren verschluckt und dem hauptsächlich aus Galle und Schleim bestehenden Kindspech im Darmkanal beigemischt. Die Haare bilden sich am Ende des dritten Monates, indem solide Epithelzapfen von dem Rete Malpighi in die unterliegende Cutis wachsen. Diese Zapfen, genannt Haarkeime, stellen die gemeinsame Anlage von Haar, Wurzelscheiden und Talgdrüsen der Haarbälge dar. Die peripheren Theile der Haarkeime werden zu den Wurzelscheiden des Haares, die Achsentheile zu den Haaren selbst, welche gegen Ende des fünften Monats nach aussen durchbrechen und das weiche Wollhaar (Lanugo) erzeugen. Die grossen Talgdrüsen am Lippenrand, der glans penis etc. sind zapfenförmige Einwüchse des Rete Malpighi, ebenso die Schweissdrüsen, welche im fünften Fötalmonate erscheinen, sich im siebenten Monate an ihren Enden aufknäueln und im Innern eine Höhlung erhalten. Die Milchdrüsen entwickeln sich wie die grossen Talgdrüsen. Die Nägel entstehen durch Verhornung der Zellen des Nagelbettes im dritten Fötalmonate und sind anfangs noch von einer dünnen Schicht der allgemeinen Oberhaut bedeckt, die im fünften Monat verloren geht; im siebenten Monat sind sie in ganzer Länge vorhanden.

Sach-Register.

Abklingen der Lichtempfindung 219.
Abschluss des Kehlkopfes 82.
Absolute Muskelkraft 20.
Absorptionsspectrum des Blutfarbstoffes 240.
Abwehrbewegung 116.
Accommodation des Auges 192.
Accommodationscentrum 129.
Accommodationsspatium 196.
Achroodextrin 426.
Acidalbumin 447.
Acidalbumin durch Magensaft gebildet 383.
Acrit 422, 423, 425.
Acroleïnbromid 422.
Acrose 422, 423.
Acrylsäure 429, 438.
Adamkiewicz'sche Reaktion 446.
Adäquater Reiz eines Sinnes 141.
Adenin 438.
Aderfigur Purkinje's 209.
Aequilibrierung beim Stehen 58.
Aequivalent, mechanisches d. Wärme 415.
Aethane 420.
Aetheroscillationen als Reiz der Sehnerven 177.
Aethylenmilchsäure 430.
Aftermembran 467.
Alanine 433.
Albumine 445, 447.
Albuminoide 417, 450.
Albumosen 448.
Aldehyde 420—427.
Aldosen 423.
Alkalialbuminat 445, 447.
Alkoholbildung aus Zucker 424.
Alkohole 420, 421.
Alkophyr 429.
Allantoïn 437.
Allantois 462.
Allophansäuremonomid 436.
Alloxan 437.
Alt 73.
Ambos 163.
Ameisensäure 428.
Amidoäthylsulfonsäure 345.
Amidoessigsäure 345, 433.
Amidosäuren 433.
Aminbasen 431.
Ammelid 436.
Ammoniak 418, 444.
Ammoniak als Muskelreiz 24.
Ammoniak kein Nervenreiz 87.
Ammoniumbasen 432.
Ammoniumsulfat 448.
Amnion 461.
Amphiartrose 50.
Amylacea 427.
Amyloid 452.
Analgesie 143.
Analyse des Blutes 247.
Analyse der Galle 347.
Analyse des Harnes 368.
Anelektrotonus 90.
Angelicasäure 429.
Anhangsdrüsen des Darmkanals 468, 469.
Animale Thätigkeiten 9.
Animalische Nahrungsmittel 376.
Anklingen der Lichtempfindung 218.
Anorganische Stoffe 417—420.
Anpassung der Wärmeausgabe an die Wärmebildung 410.

31*

Anpassung des Blutstromes an die Bedürfnisse 281.
Anschwellen der Erregung in der Nervenfaser 96.
Antialbumose 448.
Antipepton 449.
Antiseptische Wirkung des Magensaftes 384.
Aorta 257.
Aphasie 132.
Apnoe 316.
Apolare Nervenzellen 101.
Arbeit des Herzens 283.
Arbeit, mechanische 6, 14, 15, 312, 412 ff.
Arbeitsäquivalent 415.
Arbeitsleistung der Flimmerzellen 38.
Arbeitsleistung des Gesammtkörpers 57.
Area opaca 456.
Arsen 417.
Art 1.
Arteriae omphalomesenteriae 472.
Arteriae umbilicales 476.
Arteria pulmonalis 257.
Arteria renalis 359.
Arterielles Blut 251.
Arterien 259. Structur derselben 258.
Arteriolae rectae in der Niere 360.
Arthrodie 47.
Articulationsgebiete der Consonanten 80.
Asche des Blutes 241.
Asche der Milch 357.
Asparaginsäure 434.
Associationssysteme 135.
Astigmatismus des Auges 203.
Athembewegungen 293.
Athemreiz 316.
Athemritze 74.
Athemzug, erster des Neugebornen 317.
Athmung 296 fgd.
Atresia pupillae 481.
Atrioventrikularklappen 266.
Atropin 334.
Aufrechtsehen 222.
Augenblasen 480.
Augenmuskeln 228.
Augenspalte 481.
Augenspiegel 210.
Augenstellungsgesetz 226.
Ausathmung 302.
Ausfuhrwege der thierischen Wärme 409.
Ausnutzung des Brennmaterials im Muskel 36.
Ausscheidungen 10.
Aeusserer Nasenfortsatz 467.
Ausstrahlung der Körperwärme 409.
Auswanderung der Blutkörperchen 242.
Automatie 137.
Axencylinder 84.
Axencylinderfortsatz 120.

Bakterien 426, 430.
Basalganglien des Hirns 135.
Barföd'sche Probe 425.
Bass 73.
Bauchmuskeln 300.
Bauplan des Hirns 127.
Becherzellen 351.
Beckendarmhöhle 460.
Befruchtung 454.
Belegzellen 336.
Bell'sches Gesetz 114.
Benzolderivate 439—441.
Benzopyrrol 440.
Bernsteinsäure 431.
Berührungsgefühl 145.
Berührungsgelenke 50.
Bestandtheile des Körpers 417 ff.
Beweglichkeit der Wirbelsäule 43.
Bewegung der Samenfäden 369.
Bewegung des Blutes 256.
Bewegung des Darminhaltes 390.
Bewegungen der Iris 198.
Bewegungsmodus der Arthrodie 48.
Bewegungsmodus der Gelenke 45.
Bewegungsumfang der Gelenke 51.
Bewegungsumfang der Knochenverbindungen 42.
Bildpunkt (optisch) 182.
Bilirubin 344, 443.
Biliverdin 344, 443.
Binocularsehen 231.
Biologie 1.
Biosen 421, 425—426.
Bissen 380.
Bitterer Geschmack 155.
Biuret 436.
Biuretreaktion 446, 449.
Blei 417.
Bleizucker 416.
Blickebene 226.

Blickfelder 230.
Blickpunkt 233.
Blinder Fleck im Auge 225.
Blut 9, 238 ff.
Blutanalyse, quantitative 247.
Blutbewegung 256.
Blutbildung 243, 459.
Blutdruck 260.
Blutgase 248.
Blutgefässdrüsen 350.
Blutgerinnungsferment 245.
Blutkörperchen, farblose 242.
Blutkörperchen, rothe 239 u. fgd., 243.
Blutkreislauf 258. Einfluss desselben auf die Athmung 303.
Blutpunkte 459.
Blutmenge 239.
Blutneubildung 10, 373.
Bluttranssudat 254.
Blutveränderung in der Leber 340.
Bogengangapparat 130, 175.
Böttger-Nylander'sche Probe 424.
Brechungsindices der Augenmedien 181.
Brennmaterial im Muskel 31, 342, 403.
Brennpunkte 184.
Brennstrecke 204.
Brennweiten 184.
Brenzkatechin 439.
Brückes Reagens 446.
Brunnersche Drüsen 351.
Bruststimme 72.
Burdach'sche Stränge des Rückenmarkes 119.
Butalanin 434.
Buttersäure 428.
Butyrin 429.

Cadaverin 442.
Calcium 417, 419.
Calorie 405 u. 406.
Calorimetrische Versuche 407.
Canalis nasolacrymalis 237.
Capacität, vitale 306.
Capillaren 257.
Caprinin 429.
Caprinsäure 428.
Capronin 429.
Capronsäure 428.
Caprylin 429.
Caprylsäure 428.
Capsula interna 133.
Carbaminsäure 433.
Carbolsäure 439.
Carbonylgruppe 436, 445.
Carboxylgruppe 427.
Carnin 439.
Cartilagines arytaenoideae 74.
Cartilago thyreoidea 75.
Caseïn 356, 445, 447.
Caseïngerinnung 384.
Cellulose 421.
Centrale Nervenfasern 111.
Centrirtes System, optisches 179.
Centrum ciliospinale 198.
Centrum tendineum des Zwerchfelles 299.
Cerebrin 452.
Chemische Bestandtheile des Körpers 417 ff.
Chemischer Process im Muskel 29.
Chemischer Process im Nerven 99.
Chemische Reize des Muskels 24.
Chemischer Reiz der Nervenfaser 86.
Chinolin 442.
Chlor 417, 419.
Chlorammonium 419.
Chlorcalcium 419, im Harn 367.
Chlorkalium 419.
Cholalsäure 345, 431.
Cholestearin 347, 420.
Choletellin 443.
Cholin 428, 432.
Choloidinsäure 431.
Chondrogene 450.
Chorda dorsalis 458.
Chorda tympani 154, 333.
Chorioidea 178.
Chorion frondosum 463.
Chorion laeve 463.
Chorion primitivum 462.
Chorion secundarium s. verum 463.
Chylusgefässe 255, 394.
Ciliarmuskel 199.
Clarke'sche Säulen 120.
Collagene 450.
Collaps der Lunge als Athemreiz 325.
Coloboma 481.
Colostrum 355.
Commissuren, weisse 118, graue 120.
Complementärfarben 213.
Complementärluft 305.
Congorot 418.

Consonanten 79.
Constanter Strom als Muskelreiz 23.
Constanz der Körpertemperatur 408.
Contraktile Gebilde 37.
Contrast 220.
Coordination der Augenmuskeln 233.
Coordinationscentra 122.
Coordinationscentra der Locomotion 129.
Coordinationscentra im Hirn 127.
Cornea 178.
Corpora cavernosa penis 291.
Corpus vitreum 179.
Crotonsäure 429.
Cuprohydrat 424.
Curare 22.
Cyanursäure 436.
Cystin 435.

Darmbildung 465, 467.
Darmdrüsen 350.
Darmfaserplatte 458.
Darmfistel 325.
Darmgase 417 und 418.
Darmnabel 461.
Darmrinne 460.
Darmsaft 351, 390.
Darmzotten 394.
Decidua reflexa 464.
Decidua serotina 464.
Decidua vera 464.
Defibrinirtes Blut 244.
Degeneration, fettige 355.
Dehnbarkeit der Blutgefässwände 258.
Dehnung der Lunge als Exspirationsreiz 324.
Dehnung des Muskels kein Reiz 24.
Dehnungskurve 14.
Dehnungskurve d. tetanisirten Muskels 17.
Deuteroalbumose 448.
Dextrin 421, 426.
Dextrose 421—425.
Diabetes 343, 366.
Diastatische Fermente 453.
Diastatische Wirkung des Pankreassaftes 388.
Diastatische Wirkung des Speichels 380.
Digitalin 334.
Dikrotismus des Pulses 273.
Dilatator pupillae 178.
Dinatriumphosphat 419.
Dioptrie 191.
Dioptrischer Apparat des Auges 179.
Dioptrische Gesetze 182 u. fgd.
Diphenylaminazobenzolsulfonsäure 418.
Diphthonge 70.
Direkte Bahnen zum Hirn im Rückenmarke 122.
Direktes Sehen 224.
Disaccharosen 421, 425—426.
Dissociation des Oxyhämoglobin 249.
Doppelsinnige Leitung im Nerven 94.
Dottersack 460.
Drehgelenke 47.
Drehpunkt des Auges 225.
Druck des Blutes 260.
Druckgefühl 145.
Druck im Augapfel 180.
Druck im Pleuraraum 301.
Druck im Speichelgange 333, in den Arterien u. Venen 260 ff.
Druckkurve im Ventrikel und in der Aorta 271.
Drucksinn 146.
Druckschwankung in der Aorta 272.
Druckschwankungen in den Herzventrikeln 267.
Drüsen 329.
Ductus Botalli 474.
Ductus Cuvieri 475.
Ductus omphalomesentericus 460.
Ductus venosus Arantii 475.
Ductus thoracicus 253, 278.
Duodenum 387.
Durst 379.
Dysalbumose 446.
Dyslysin 391, 431.
Dyspnoe 316.

Ei 371, 454.
Eigelenke 49.
Eigentöne der Mundhöhle 78.
Einathmung 299.
Einathmungsluftstrom, den Geruch erregend 159.
Einfachsehen mit beiden Augen 232.
Einfluss der Athmung auf den Blutkreislauf 303.
Einheit des Nervensystemes 110.
Einseitige Leitung in der Ganglienzelle 102.

Einübung der Coordinationsbahnen 127.
Eisen 417.
Eiweiss des Serums 246.
Eiweiss als Nahrungsstoff 373.
Eiweissreaktionen 445, 446, 447.
Eiweissstoffe der Milch 356.
Eiweissstoffe 417, 443. Schwefelgehalt der — 444, 445. Zusammensetzung der — 444, 450. Reaktionen der — 445—447.
Eiweissverdauung durch Pankreassaft 389.
Eiweisszersetzung 342, 365.
Elasticität der Blutgefässwände 258.
Elasticität des Muskels 13.
Elastin 451.
Elektrischer Reiz des Muskels 22.
Elektrischer Reiz der Nerven 87, der Geschmacksnerven 154, d. Sehnerven 176.
Elektromotorische Wirkungen von Muskel und Nerv 104.
Elektrotonus der Nervenfaser 89.
Elektrotonus, physikalischer 108.
Elemente des menschl. Körpers 417 u. 418.
Embryonalfleck 456.
Emmetropie des Auges 186.
Empfindlichkeit, rückläufige 115.
Empfindung 140.
Empfindungskreis der Haut 151.
Empfindungskreise der Netzhaut 221.
Emulgirung der Fette im Darm 389.
Endkolben 145.
Endosmotische Kräfte 330.
Entoderm 455.
Entoptische Wahrnehmung 207.
Epidermoidalgebilde 482.
Epithel 329, der Harnkanälchen 361, des Darmkanales 395.
Epithelzellen 426.
Epoophoron 478.
Erektion 291.
Erhaltung der Körpertemperatur 408.
Erholung des ermüdeten Muskels 31.
Ermüdung der Netzhaut 218.
Ermüdung des Muskels 30.
Ernährung der Gewebe 328.
Erregter Zustand des Muskels 14.
Erregungsgrösse u. Reizstärke im Muskel 92.
Erregungsprocess der Nervenfaser 85.
Erstickungskrämpfe 319.
Erwärmung der Athemluft 409.
Erwärmung der Ingesta 409.
Erweiterung des Brustraumes 299.
Erythrodextrin 426.
Essigsäure 428.
Ester 428, 433.
Ethane 420.
Eupnoe 318.
Exkremente 391.
Exspiration 300.
Exspirationsgeräusche 76.
Exspirationsmuskeln 299.
Extremitätenanlage 471.

Farbe des Blutes 239.
Farben 176, -empfindung 211.
Farbenabweichung des Auges 202.
Farbendreieck 213.
Farblose Blutkörperchen 242.
Farbstoffe der Galle 344, 443, des Blutes 240, 450, des Harnes 443.
Fehling'sche Lösung 424.
Ferment der Blutgerinnung 245.
Fermente 452.
Fermente des Pankreassaftes 388.
Fernpunkt 196.
Ferrocyankalium 446, 449.
Festigkeit der Knochen 41.
Fette 428, 429.
Fette als Nahrungsstoffe 373.
Fettige Degeneration der Zellen 354, 355.
Fettreihe, Stoffe aus der 420—438.
Fettresorption 394.
Fettsäuren 427.
Fettspaltendes Ferment 453.
Fettspaltung durch Pankreassaft 389.
Fibrin 244, 445, 448.
Filtrat aus dem Blut 254.
Filtration in der Niere 360—366.
Fixationspunkt 224.
Fleischmilchsäure 430.
Flimmerbewegung in den Luftwegen 314.
Flimmerepithel 38.
Fluor 419.
Fluorcalcium 419.
Flüsterstimme 82.
Foramen ovale 473.
Formaldehyd 422.
Form der Pulswelle 273, — der Schallwellen 170.

Fortpflanzung der Erregung in der Muskelfaser 28.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven 97.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle 270.
Fovea centralis retinae 223.
Fötaler Kreislauf 475.
Fruchtschmiere 482.
Fruchtwasser 462.
Fruchtzucker 421, 425.
Fructose 421, 422, 423, 425.
Furchung 455.
Furfurol 431.

Gährung 424, 425.
Gährungsprobe 424.
Galaktose 421, 425.
Galle im Darme 387.
Gallenanalyse 347.
Gallenfarbstoffe 344.
Gallenmenge 348.
Gallensäuren 345, 431.
Ganglienzelle 101.
Ganglienzellen der Netzhaut 210.
Ganglion oticum 334.
Gasaustausch des Blutes mit der Lungenluft 296 ff.
Gase des Blutes 248.
Gase des Darmes 392.
Gaumenmuskeln d. Tube öffnend 163.
Gaumenplatten 468.
Gaumensegel bei Vokalbildung 77.
Gaumenspalte 468.
Gefälle im Blutgefässsystem 262.
Gefässbildung 459, 473, 474.
Gefässnerven 287 fgd.
Gefässnervencentrum 287.
Gefrieren des Blutes 240.
Gefühlscentrum im Hirn 131.
Gefühlssinn der Nasenschleimhaut 160.
Gehen 62.
Gehörbläschen 481.
Gehörcentrum im Hirn 131.
Gehörknöchelchen 163.
Gehörsinn 161.
Gelatin 451.
Gelber Fleck der Netzhaut 221.
Gelenke 44.
Gelenkhöhle 44.
Gelenkkapsel 44.
Gemeingefühl 142, 153.
Gemischte Amide 435.
Generatio aequivoca 2.
Gerinnung des Blutes 244, — der Lymphe 255, — der Milch 356, 384.
Gerinnungsfermente 453.
Geräusche 166, 174.
Gerbsäure 446.
Geruchsgrübchen 481.
Geruchssinn 158.
Gesammtblutstromstärke 311.
Gesammtstärke des Lymphstromes 279.
Geschlechtliche Zeugung 1.
Geschlechtsdrüsen 477.
Geschlechtsfalten 478.
Geschlechtsfurche 479.
Geschlechtshöcker 478.
Geschmack als Wähler der Nahrung 377.
Geschmacksinn 154.
Geschwindigkeit des Blutstromes 259.
Geschwindigkeit des Gehens 66.
Geschwindigkeitskurve in der Arterie 275.
Gesetz der Gelenkbewegungen 45.
Gesetz der Augenstellungen 226.
Gesichtscentrum im Hirn 131.
Gesichtssinn 176.
Gesichtswinkel 223.
Gewebsflüssigkeit 417.
Gewürze 378.
Ginglymus 47.
Glandula parotis 334.
Glandula sublingualis 335.
Glandula submaxilaris 332.
Glandula thyreoidea 350.
Glaskörper 179.
Glatte Muskelfasern 37.
Gleichgewichtsfigur des Brustkorbes 300.
Globulin 241, 445, 447.
Glomerulus in der Niere 359.
Glottis 74.
Glucosazon 422, 423.
Glucoson 422, 423.
Glucose 421—423.
Glutaminsäure 434.
Glutin 451.
Glycerin 420.
Glycerinphosphorsäure 432.
Glycerose 422.

Glycin 345, 433.
Glycuronsäure 427, 451, 452.
Glykocholsäure 345, 431, 435.
Glykocoll 345, 433.
Glycocyamidin 434.
Glycocyamin 433.
Glycogen 13, 340, 421, 427.
Glycolsäuren 429, 430.
Glycosen 421—425.
Glycoside 427.
Goll'sche Stränge des Rückenmarkes 119.
Grammmillimeter 14.
Graphische Darstellung d. Muskelarbeit 15. — der Muskelverkürzung 25. — des Gehens 66, — d. Blutdruckes 271, 273, 275.
Graue Substanz des Rückenmarkes 117.
Grenzalkohole 421.
Grosshirnhemisphären 130.
Grubengas 420, 444.
Grundbündel der Hinterstränge 119.
Grundbündel des Vorderstranges 118.
Grundeigenschaften der Nervenfaser 85.
Grundfarben 214.
Grundgesetze der Gelenkbewegungen 45.
Grundknorpel 75.
Guajakharztinktur 417, 442.
Guanin 438.

Haarbälge 354.
Haare als Tastorgane 146.
Haargefässe 257.
Halsfisteln 467.
Hämatin 241, 442.
Hämatogen 452.
Hämatoidin 344, 443.
Hämatokrystallin 240.
Hämin 442.
Hammer 163.
Hämochromogen 442.
Hämoglobin 240, 450.
Harnabsonderung 359 ff.
Harnanalyse 368.
Harnkanälchen 359.
Harnmenge 368.
Harnsäure 246, 364, 424, 436—438.
Harnstoff 246, 435.
Harnstoff, Bildung 364.
Harnstoff im Schweisse 353.
Harte Consonanten 82.
Hauchlaut 76.
Hauptbrennweiten 184.
Hauptzellen 336.
Haushaltsbilanz bei Muskelarbeit 404.
Haushaltsbilanz des Hungernden 402.
Haushaltsbilanz des Körpers 399.
Haushaltsbilanz ganz. Bevölkerungen 400.
Hautathmung 314.
Häutige Wirbelsäule 469.
Hautnabel 461.
Hautplatte 458.
Hauttalgdrüsen 354.
Hebungswinkel des Blickes 226.
Heizung der Wohnräume 412.
Heller's Blutprobe 442.
Heller's Eiweissprobe 447.
Hemialbumose 448.
Hemipepton 449.
Hemmung der Erregung in den Herzganglien 282.
Hemmung der Gelenke 52.
Hemmung d. Reflexe im Rückenmark 116.
Hemmung im Athemcentrum 320.
Hemmung im Gefässnervencentrum 289.
Hemmung in den peripheren Gefässnerven 291.
Hemmung in der Ganglienzelle 103.
Hemmungsäste des Vagus 265.
Hemmungsbänder 53.
Hemmungscentra in d. Hirnrinde 116, 132.
Hemmungsfasern im Nervensystem 104.
Heptosen 423.
Herzentwickelung 471—473.
Herzkammern als Pumpen 266.
Herznerven 281.
Herzreiz 282.
Herzstoss 268.
Herzstrom, elektrischer 108.
Herztöne 269.
Heteralbumose 448.
Hexosen 421—425.
Hintere Nervenwurzeln 114.
Hippursäure 364, 439.
Hirn 125.
Hirnblasen 479.
Hirnentwickelung 479.
Hirnstiele 129, 134.
Hoden 368.
Höhe der Klänge 167.
Homocentrisches Strahlenbündel 182.

Homogene Lichtstrahlen 212.
Hornhaut des Auges 177.
Horopter 233.
Humor aqueus 179.
Humussubstanzen 425, 426.
Hunger 379.
Husten 326.
Hydramnion 462.
Hydrobilirubin 443.
Hydrochinon 439.
Hydracrylsäure 430.
Hydrolytische Fermente 381, 384, 427, 453.
Hydrolytische Spaltung 381, 383, 427.
Hydrolytische Spaltung der Stärke 381.
Hydroxyfettsäuren 429.
Hypermetropie des Auges 190.
Hypospadie 479.
Hypoxanthin 438.

Identische Netzhautstellen 232.
Idiomuskulärer Wulst 24.
Indigo 441.
Indikan 441.
Indirektes Sehen 224.
Indol 440.
Induktionsschläge als Muskelreiz 22.
Innerer Nasenfortsatz 467.
Innervation der Athmungsorgane 315.
Innervation d. Blutgefässsystemes 279 fgd.
Innervation der Lungengefässe 293.
Innervation der Niere 363.
Innervation der Schweissdrüsen 352.
Innervation eines Muskels aus verschiedenen Quellen 123.
Inosit 421, 440.
Inspiration 299.
Inspirationsmuskeln 299.
Intelligenz, Sitz der 130.
Intensität der Schallempfindung 166.
Intervillöse Räume 464.
Intrapolare Strecke des Nerven 89.
Intraocularer Druck 180.
Invertzucker 425.
Iris 178.
Iris, Bewegung der 198.
Isolirte Leitung im Nerven 93.
Isaethionsäure 434.
Isatin 441.

Jacobsons Anastomose 154.
Jod-Jodkaliumlösung 427.
Jodkaliumstärkekleister 417.
Jodreaktion 426, 427.
Jodstärke 426.

Kalkphosphat im Knochen 41.
Kältegefühl 145.
Kapsel der Nierenglomeruli 359.
Kardiograph 269.
Katalektrotonus 90.
Kauen 380.
Kehlkopfabschluss 82.
Kehlkopfspiegel 74.
Keim 1.
Keimblase 455.
Keimepithel 477.
Keimstoffe 368.
Keimstoff, weiblicher 371.
Keratin 451.
Ketone 420—427.
Kiemenbögen 467.
Kiemenfurchen 467.
Kieselsäure 420.
Kitzel 143.
Klänge 166.
Klangempfindung 172.
Klangfarbe 167.
Klangfarbe der Vokale 78.
Klanghöhe 167.
Klappen 265.
Kleidung 412.
Kleinhirn 130.
Kleinhirnseitenstrangbahnen 119.
Kleister 426, 381.
Kniegelenk 50, 61.
Knochenleim 450, 451.
Knochenmark 243.
Knochenverbindungen 40.
Knochensubstanz 41.
Knorpelige Wirbelkörper 469.
Knorpelleim 450, 451.
Kochprobe auf Eiweiss 447.
Kochsalz 419, — im Harn 367.
Kohlehydrate 341, 421—427.
Kohlehydrate als Nahrungsstoffe 373.
Kohlensäure 429.
Kohlensäure als Athemreiz 319.
Kohlensäureausscheidung abhängig von Athmung 309.

Kohlensäureausscheidung abhängig von Muskelarbeit 312.
Kohlensäurebildung im Muskel 31.
Kohlensäure des Blutes 248.
Kohlenwasserstoffe 420.
Kollektives optisches System 183.
Kopfdarmhöhle 460.
Kopfkappe 460.
Kopfknochenleitung des Schalles 161.
Kopfkrümmungen 465.
Kopfplatten 470.
Kopfstimme 72.
Körnerschichten der Netzhaut 210.
Koth 391.
Kreatin 13, 246, 433.
Kreatinin 424, 434.
Kreislauf des Blutes 258.
Kreislauf, Theorie 264.
Kresol 439.
Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen 183.
Kryptorchismus 478.
Krystallinse 199.
Kugelflächen als Gelenkflächen 47.
Kuhmilch 357.
Kupfer 417.
Kynurensäure 442.

Labdrüsen 336.
Labferment 384.
Labyrinth des Ohres 161.
Lävulose 421, 423.
Laktose 421, 425.
Lamina spiralis der Schnecke 164, 165.
Latente Reizung 97.
Latente Reizung des Muskels 26.
Laufen 68.
Laurinsäure 428.
Laurostearin 429.
Laute der Sprache 76.
Lawinenartiges Anschwellen der Nervenerregung 97.
Lebensdauer der Blutkörperchen 345.
Lebensknoten 316, 343.
Leber 339 fgd.
Leberkreislauf des Fötus 475.
Leberstärke 427.
Lecithin 84, 375, 428, 432, 452.
Leimpepton 383.
Leimsubstanzen 450, 451.
Leitung der Erregung im Nerven 93, — u. Reizbarkeit 95.
Leitung in der Ganglienzelle 102.
Leitungsbahnen des Rückenmarks zum Hirn 117.
Leitungsfähigkeit der Nervenfaser 85.
Leuceïn 434.
Leucin 434, 444, 449.
Leucinsäure 430.
Leukamie 349.
Lichtempfindung 176, 210.
Lieberkühnsche Drüsen 350.
Ligamentum Bertini 61.
Ligamentum ericothyreoideum 70.
Linse im Auge 179, 193.
Linsengrube 480.
Lippenspalte 467.
Lithium 417.
Localisation der Funktionen im Grosshirn 131.
Löslichkeit der Urate 437, — der Eiweissarten 445.
Luft 417.
Luftdruck bei der Stimmbildung 75.
Luftwiderstand beim Gehen 63, 68.
Lungenelasticität 298.
Lungengefässnerven 293.
Lungenspannung 300.
Lungenvenen 257.
Lustempfindung 143.
Luxuskonsumtion 401.
Lymphbewegung 277.
Lymphdrüsen 254.
Lymphe 253.
Lymphgefässresorption im Darme 394.
Lymphkörperchen 242.
Lymphstrom 277.

Maass der Nervenerregung 92.
Maassprincip der Accommodation 197.
Maassprincip der Refraktion des Auges 191.
Magendrüsen 336.
Magensaft 337.
Magensaft, Wirkung 382.
Magenverdauung 382 ff.
Magnesium 417, 419.
Magnesiumphosphat im Knochen 41.
Magnesiumphosphat 419.
Maltose 421, 425.

Malzdiastase 426.
Mangan 417.
Mannit 422, 423.
Männlicher Vorkern 455.
Mannonsäure 422, 423.
Mannose 422, 423.
Manometer 260.
Margarin 428.
Margarinsäuren 428.
Markscheide 84.
Markscheide, Funktion der 96.
Maximalzuckung vom Nerven aus 92.
Meatus auditorius externus 162.
Mechanischer Reiz der Nervenfaser 86.
Mechanische Reizung des Muskels 24.
Mechanisches Wärmeäquivalent 415.
Mechanismus der Accommodation 199.
Mechanismus der Athembewegungen 298.
Mechanismus des Paukenapparates 164.
Meckel'scher Knorpel 471.
Mediae 82.
Medullarrohr 457.
Mehrfachsehen mit einem Auge 207.
Melissinsäuren 428.
Membrana Descemetii 199.
Menstruation 372.
Merkaptane stark riechend 161.
Mesoderm 456.
Mesoxalylharnstoff 437.
Metalbumin 448.
Methämoglobin 241.
Methan 420, 444.
Methyluramin 433.
Methylviolett 418.
Mikroskopisches Bild bei der Speichelsekretion 333.
Milchanalyse 357.
Milchasche 357.
Milchdrüsen 355.
Milchfett 355.
Milchsäurebildung im Muskel 31.
Milchsäuregährung 425.
Milchsäuren 430.
Milchzucker 356, 421, 425.
Millon's Reagenz 446, 449, 450.
Milz 349.
Mischfarben 212.
Mittelhirn 129.
Mittelplatte 458.
Moment eines Muskels 55.
Monoculares Blickfeld 230.
Mononatriumphosphat 419.
Monosaccharosen 421—425.
Moor'sche Probe 425.
Morgagnische Taschen 82.
Motorische Centra im Grosshirn 132.
Motorische Herznerven 281.
Motorische Nervenfaser 84.
Motorische Wurzeln 114.
Mucin 452.
Mundbucht 465.
Müller'sche Gänge 477.
Murexidprobe s. Purpursäure 437.
Musculi arrectores pili 355.
Musculi cricoarytaenoidei laterales 74.
Musculi cricoarytaenoidei postici 74.
Musculi cricothyreoidei antici 75.
Musculi interarytaenoidei 74.
Musculi intercostales externi 299.
Musculi intercostales interni 300.
Musculi scaleni 300.
Musculi sternocleidomastoidei 300.
Musculi thyreoarytaenoidei 74, 75.
Musculus dilatator pupillae 178, 198.
Musculus levator pulpebrae 236.
Musculus obliquus sup. u. inf. des Auges 228.
Musculus rectus ext. u. int. d. Auges 228.
Musculus rectus sup. u. infer. d. Auges 228.
Musculus sacci lacrymales 236.
Musculus sphincter pupillae 178, 198.
Musculus stapedius 166.
Musculus tensor chorioideae 179, 199.
Musculus tensor tympani 166.
Muskel als Hauptheerd der Verbrennung 416.
Muskelapparat des Auges 227.
Muskelarbeit 15, 312, 412 u. ff., Verwendung der — 41.
Muskelanstrengung zu unterscheiden von Muskelarbeit 413.
Muskelfaser, quergestreifte 13, — glatte 37.
Muskelgefühl 148.
Muskelgewebe 8.
Muskelnamen, funktionelle 57.
Muskelplatten 469.
Muskelreize 20.
Muskelsinn 148.
Muskelstatik 54.

Muskelstrom 105.
Muskelton 21.
Muskelwärme 34 ff., 412 u. ff.
Muskelwirkung auf die Gelenke 54.
Mutae 79.
Myographische Vorrichtungen 25.
Myopie des Auges 190.
Myristin 429.
Myristinsäuren 428.

Nabelstrang 464.
Nachbilder, negative 218.
Nachbilder positive 219.
Nackenhöcker 465.
Nahepunkt 196.
Nahrungsmittel 373, 375.
Nahrungsstoffe 373.
Natrium 417, 419, 437.
Natriumamalgam 421, 422.
Natur d. chem. Processe im Muskel 33.
Nebenhoden 369.
Nebeneierstock 478.
Nebenniere 350.
Negative Schwankungen des Muskel- und Nervenstromes 106.
Nervencentra 8.
Nervendurchströmung schräge u. quere 89.
Nerveneinfluss auf die Speicheldrüsen 332.
Nervenendplatte 20.
Nervenfaser 8, 84 u. ff., — centrale 112, — motorische u. sensible 98, 111, 114.
Nervengewebe 84.
Nervenreizung durch d. Muskelstrom 105.
Nervenstrom 105.
Nervensystem 7, 110 fgd.
Nervenwurzeln 123.
Nervenzelle 101.
Nervi accelerantes 284.
Nervi cardiaci des Sympathicus 284.
Nervus acusticus 161.
Nervus auriculo-temporalis 334.
Nervus depressor 286, 289.
Nervus glossopharyngeus 154, 334.
Nervus Jacobsonii 334.
Nervus laryngeus vagi 325.
Nervus lingualis 332.
Nervus oculomotorius 202, 236.
Nervus olfactorius 158.
Nervus petrosus superficialis minor 334.
Nervus phrenicus 315.
Nervus splanchnicus 292.
Nervus sympathicus 181.
Nervus trigeminus 181, 323.
Nervus vagus 323.
Nesslers Reagenz 418.
Netzhaut des Auges 179, 219.
Netzhauthorizont 226.
Netzhautschichten 210.
Neurilemm 84, 20.
Neurin 432.
Neuroglia 118.
Niere 359 ff.
Niesen 323.
Nitroprussidnatrium 434.
Nucleïne 452.
Nucleoalbumin 356.
Nutzeffekt des Muskels 17.

Obere Vereinigungshaut 470.
Objektpunkt (optiisch) 182.
Oeffnungszuckung 87.
Oenanthsäure 428.
Oelsäuren 429.
Ohrmuschel 162, 176.
Oleïn 429.
Orthoscop 198.
Ortssinn 150.
Osazon 423.
Ovales Fenster 165.
Oxalsäure 431, 438.
Oxalursäure 438.
Oxalylharnstoff s. Parabonsäure
Oxybuttersäure 430.
Oxydationen im Blute 251.
Oxyhämoglobin 240.
Oxyphenylessigsäure 440.
Oxyphenylpropionsäure 440.
Ozon 401.

Paarung 431, 439.
Palmitin 428.
Palmitinsäuren 428.
Pankreas 338.
Pankreasdiastase 426, 453.
Pankreaspeptone 388.
Pankreassaft im Darme 387.
Papillen der Zunge 154.
Parabansäure 438.
Paradidymis 478.
Paraffine 420.

Paralbumin 448.
Paralytische Speichelsekretion 333.
Paraoxyphenylessigsäure 440.
Paraoxyphenylpropionsäure 440.
Pararosanilin 418.
Parietalzone 458.
Paroophoron 478.
Partialtöne eines Klanges 172.
Paukenfell 162.
Paukenhöhle 162.
Pause des Herzens 270.
Pelargonsäure 428.
Pendelartige Schwingung 170.
Pendelschwingung d. Beines beim Gehen 64.
Pentadecylsäuren 428.
Pentamethylendiamid 442.
Pentosen 423.
Pepsin 337, 382, 453.
Peptische Fermente 453.
Pepton 383, 448, 449.
Peptone, Verhalten in der Leber 342.
Peptonisirung im lebenden Magen 285.
Periodicität der Athembewegungen 320, — der Herzbewegung 282.
Periphere Reflexe im Gefässnervensystem 291.
Peripherische Nervenfasern 84, 111.
Periscopie des Auges 192.
Peristaltik des Darmes 390.
Perspiratio insensibilis 314, 354.
Pettenkofer'sche Reaktion 431.
Pferdekraft 58.
Pfortader 339.
Phenol 439.
Phenylamidopropionsäure 439.
Phenylglucosazon 422, 423.
Phenylhydrazin 422, 423.
Phenyllactosazon 425.
Phenylmaltosazon 425.
Phenylpropionsäure 429.
Phloroglucin 418.
Phosphate 419, — des Harnes 367.
Phosphor 417.
Phosphorsäure 419, 433.
Phosphormolybdänsäure 447, 448, 449.
Phosphorwolframsäure 447, 448, 449.
Physostigmin 334.
Pigmentepithel der Netzhaut 211.
Pilocarpin 334.
Placenta sanguinis 244.
Placenta uterina 463, 464.
Plasma des Blutes 238, 244 ff.
Plastische Nahrungsmittel 385.
Pleuroperitonealhöhle 458.
Plethysmographie 274.
Pleura 299.
Plexus coronarii des Herzens 282.
Polysaccharosen 421, 426.
Primarstellung des Auges 226.
Primitives Ektoderm 455.
Primitivrinne 456.
Primitivstreifen 456.
Primordialschädel 470.
Processus ciliares 178.
Processus vocales 74.
Projectionssysteme 135.
Propepton 448.
Propionsäure 428.
Protagon 452.
Protalbumose 448.
Protoplasma 5, 13.
Protoplasmabewegung 37.
Protoplasmafäden 101.
Protoplasmafortsätze der Ganglienzellen 120.
Prüfung des Ortssinnes 151.
Pseudomucin 448.
Ptomaïne 432, 433.
Ptyalin 335, 426, 453.
Pulswelle 270.
Pumpwerk 266.
Pupille 178, 199.
Purkinje's Aderfigur 209.
Purpur 213.
Purpursäure 437.
Putrescin 442.
Pylorus 387.
Pylorusdrüsen 336.
Pyramidenseitenstrangbahnen 119.
Pyramidenvorderstrangbahnen 118.
Pyrrol 440.

Qualitäten der Empfindung 140, — des Geruches 160, — des Geschmackes 155, — der Lichtempfindung 211, — der Tastempfindung 145.
Quecksilber 417.
Quecksilber d. Speichelsekretion anregend 334.
Quecksilbermanometer 260.

Quelle der Muskelkraft 32, 342, 343, 403.
Quergestreifte Muskelfaser 13.

Rachenhaut 465.
Raddrehungswinkel des Auges 227.
Rauber'sche Deckzellen 457.
Reaktion des Dünndarminhaltes 387, — des Harnes 367, — des Blutes 246.
Reflexbewegung 115.
Reflexe auf Gefässnerven im Rückenmarke 292.
Reflexe im Athemcentrum 323.
Reflexe vom Hirn aus 126.
Reflexzeit 123.
Regio olfactoria 158.
Register der Stimme 72.
Regulierung der Wärmeabgabe 410.
Reibungsgeräusche als Sprachlaute 79.
Reitbahnbewegung 129.
Reizbarkeit der Nervenfaser 85, — und Leitung 95.
Reizbarkeit der Nervenzelle 101.
Reizbarkeit des Muskels 14.
Reize 7.
Reize der Nervenfaser 86.
Reize des Gefässnervenceutrum 288.
Reize des Muskels 20.
Reize des Vaguscentrums 286.
Reizstärke und Erregungsgrösse 92.
Reserveluft 305.
Resonanten 80.
Resonanz 168.
Resonanz des Mundrachenraumes 78.
Resorcin 439.
Resorption im Darme 392.
Resorption unverdauter Eiweisskörper 395.
Respiration 296 ff.
Respirationsluft 305.
Respiratorischer Quotient 310.
Resultante von Kräften 55.
Resultirendes Moment von Muskeln 55.
Retina 179, 210.
Rhodanwasserstoff 439.
Richtung des Schalles 176.
Richtungsstrahl 222.
Rohrzucker 421, 425.
Rotation beim arthrodischen Gelenke 48.
Rotationsflächen als Gelenkflächen 46.
Rothe Blutkörperchen 239, 340, 349.
Rückenfurche 457.
Rückenmark 114 u. fgd.
Rückenwülste 457.
Rückläufige Empfindlichkeit 115.
Rückständige Luft 305, 307.
Ruhender Zustand des Muskels 14.
Rundes Fenster 165.

Saccharate 421, 426.
Sacharificirende Wirkung d. Speichels 380.
Saccharomyces 424.
Saccharosen 421, 425—426.
Salicylsäure 439.
Salze der Nahrung 373.
Salze des Blutes 246.
Salze des Harnes 367.
Salze des Muskels 13.
Salziger Geschmack 157.
Salzsäure 418.
Salzsäure, Wirkung im Magen 382.
Salzsäureausscheidung im Magen 337.
Samenabsonderung 368.
Samenfäden 368.
Samenkörperchen 454.
Sanson-Purkinje'sche Bildchen 193.
Sarkin 438.
Sarkolemm 20.
Sarkosin 433.
Sattelgelenke 49.
Sättigung der Farben 212.
Sauerstoff 417.
Sauerstoff des Blutes 248.
Sauerstoffmangel als Athemreiz 319.
Saugwirkung der Chylusgefässe 395, — des Thorax 301.
Säurealbuminat 445, 447.
Säureamide 435.
Säuren des Harnes 367, — organische 427 ff.
Saurer Geschmack 156.
Scala tympani 165.
Scala vestibuli 165.
Schallempfindung 161.
Scharniergelenk 47.
Schauder 143.
Scheiners Versuch 189.
Scheitelhöcker 465.
Schema d. Rückenmarksquerschnittes 118.
Schema d. respiratorischen Luftvolume 308.
Schema der Athemnerven 326.
Schema der Gefässinnervation 294.

Schema der Leitungsbahnen im Rückenmarke 121.
Schema des Blutgefässsystemes 256.
Schema des Hirns 135, 136.
Schema eines Nervensystemes 111.
Schema eines verzweigten Röhrensystemes 263.
Schema einiger Nahrungsmittel 376.
Schematisches Auge 181.
Schichten der Netzhaut 210.
Schilddrüse 350.
Schleifgelenke 46, 48.
Schleim 452.
Schliessungstetanus 88.
Schliessungszuckung 87.
Schlingen 380.
Schlundtaschen 467.
Schmerz 153.
Schnecke im Ohre 165.
Schräge Nervendurchströmung 89.
Schraubenflächen als Gelenkflächen 46.
Schraubengelenke 47.
Schritt 65.
Schrittdauer 67.
Schrittlänge 67.
Schultze's Reaktion 446.
Schutzorgane des Auges 236.
Schwanzkappe 460.
Schwefel 417.
Schwefelsaures Natrium etc. 420.
Schwefelwasserstoff 419.
Schweiss, Zusammensetzung 353.
Schweissdrüsen 351.
Schwerkraft wirksam beim Gehen 63.
Schwingungszahl künstlicher Zungen 69.
Schwingungszahlen der Lichtstrahlen 212.
Sclera 177 u. ff.
Sebacinsäure 429.
Secernirende Kräfte 330.
Segmentalbläschen 476.
Sehen 177, 221.
Sehhügel 130.
Sehnen 40.
Sehnenreflex 122.
Sehnerveneinpflanzung im Mittelhirn 129.
Sehnervenfaserschicht 210.
Sehpurpur 211.
Sehschärfe 223.
Seignettesalz 424.
Seitenplatte 458.
Seitenstränge d. Rückenmarkes 118, 119
Sekretionen 328 fgd.
Sekundärer Tetanus 107.
Sekundäre Zuckung 107.
Selbststeuerung des Lungenvolums 325.
Selbstverdauung des Magens und Darmes 390.
Semivocale 80.
Sensible Centra der Hirnoberfläche 131.
Sensibele Nerven 9.
Sensibele Nervenfaser 84, 98.
Sensibele Wurzeln 114.
Seröse Hülle 461.
Serum des Blutes 244.
Silicium 417, 420.
Sinkalin 432.
Sinne 139 u. fgd.
Sinnesnerv 140.
Sinnesorgane 9.
Sinneswerkzeug 140.
Skatol 392, 441.
Skatoxylschwefelsäure 441.
Skelett 41.
Sorbit 421.
Sopran 73.
Spaltungsprocesse im Muskel 33.
Spannknorpel 75.
Spannung der Stimmbänder 70, 83.
Spannung des Muskels 14 u. ff., 413 ff.
Species 1.
Specifische Energie der Sinne 141.
Speichel, Bedeutung bei d. Verdauung 380.
Speicheldrüsen 331 ff.
Speichelmenge 336.
Speise 379.
Spektrum des Hämoglobin 240.
Spermin 432.
Sphincter pupillae 178.
Sphygmograph 273.
Spitzenstoss 268.
Sprache 76.
Sprachlaute 76.
Stabkranz 133.
Stäbchen der Netzhaut 210, 221.
Stärke 421, 426.
Stärkecellulose 426.
Stärkegranulose 426.
Stärkekleister 426.
Stammzone 458.
Staubaufnahme bei der Athmung 314.

Stearin 428.
Stearinsäuren 428.
Stehen 58.
Steigbügel 163.
Stellknorpel 74.
Stenson's Versuch 124.
Stereoisomerie 422.
Stereoscop 233.
Stickstoff 417.
Stickstoffausscheidung nicht gasförmig 398.
Stickstoff des Blutes 248.
Stickstoffhaltige organ. Stoffe 417, 431 —442.
Stickstofflose organ. Stoffe 417, 420—431.
Stimmbänder 69.
Stimme 69.
Stimmhäute 74, 75.
Stimmritze 74.
Stimmumfang 73.
Stirnfortsatz 467.
Stoffwechsel im Ganzen 397.
Streckkraft des Beines beim Gehen 63.
Streifenhügel 130.
Stroma der Blutkörperchen 240.
Stromschwankung, elektrische als Nervenreiz 88.
Sulcus interventricularis 473.
Sulfate des Harnes 367.
Summirung der Zuckungen im Muskel 27.
Süsser Geschmack 157.
Sympathische Speichelnerven 333.
Symphysen 42.
Synovia 45.
Synthese des Traubenzuckers 422—423.
Syntonin 447.
System der Consonanten 81.

Talgdrüsen 354.
Tagesarbeit eines Menschen 57.
Tartronsäure 424.
Tastkörperchen 145.
Tastsinn 144.
Taurin 434, 345.
Taurocholsäure 345, 431, 435.
Teichmann's Krystalle 442.
Teichmuschel 98.
Temperatur des Thierkörpers 408.
Temperatursinn 148.
Tenor 73.
Tenues 82.
Tetanus 21, — secundärer 107.
Tetanus der Nervenfaser 89.
Tetrosen 423.
Theorie der Speichelsekretion 332.
Theorie eines Kreislaufes 364.
Thierisches Gummi 421, 427.
Thierische Wärme 405 fgd.
Thiocyansäure 439.
Thränenableitung 236.
Thränendrüsen 358.
Thymus 350.
Thyreoidea 350.
Timbre 167.
Tod 2.
Todesstarre 37.
Tonempfindung 172.
Tonhöhe 167.
Tonhöhe abhängig von Stimmbandspannung 70.
Tonhöhe abhängig von Windstärke 71.
Tonhöhe des Kehlkopfes unabhängig von Resonanz 72.
Tonus im Herzvagus 285.
Tonus im Nervensystem 137.
Topographie der Bahnen im Rückenmark 117.
Torquirbarkeit der Wirbelsäule 43.
Traubenzucker 421—425.
Trägheit des Netzhautapparates 219.
Tricalciumphosphat 419.
Tridecylsäuren 428.
Triebkraft des Blutstromes 259.
Triebkraft des Lymphstromes 278.
Triosen 423.
Tripalmitin 428.
Tripelphosphat 419.
Tristearin 428.
Tropäolin 418.
Trommelfell 162.
Trommersche Probe 424.
Truncus lymphaticus dexter 253, 278.
Trypsin 388.
Tuba Eustachii 162, 163.
Tunica retina 179.
Tunica sclerotica 178.
Tunica uvea 178.
Tunica vasculosa lentis 481.
Tyrosin 440, 444, 449, 450, 451, 452.

Uebergang d. Mageninhaltes in d. Darm 286.
Uebergangsvokale 78.
Uebung 127.
Undecylsäure 428.
Unermüdlichkeit der Nervenfaser 100.
Ungestielte Hydatide 478.
Unipolare Nervenzellen 101.
Unregelmässigkeit d. brechenden Medien 205.
Untere Vereinigungshaut 470.
Unterscheidung von Gewichten 147.
Urachus 476.
Urethane 433.
Urniere 476.
Urnierengang 458.
Urobilin 443.
Ursprung der hinteren Wurzeln im Rückenmarke 120.
Ursprung der vorderen Wurzeln im Rückenmarke 120.
Urwirbel 458.
Urwirbelplatten 458.
Uterus masculinus 478.

Vagusäste zum Herzen 284.
Valeriensäure 428.
Vanillin 418.
Vasa efferentia 359.
Vatersche Körperchen 145.
Vegetabilische Nahrungsmittel 376.
Vegetative Thätigkeiten 9, 238 ff.
Velum palatinum bei Vokalbildung 77.
Venae omphalomesentericae 472.
Venae umbilicales 474.
Venen 257.
Venenklappen 276.
Venenresorption im Darme 393.
Venöses Blut 251.
Ventile 265.
Verbrennung im Muskel 32, 342, 343, 403.
Verbrennung im Thierkörper als Wärmequelle 405.
Verbrennung in der Niere 366.
Verbrennungswärme 406.
Verdauung 379.
Verdunstung durch die Haut 314, 354.
Verdunstung, wärmeentziehend 409.
Verengerung des Brustraumes 300.
Verhältniss von Wärme und Arbeit im Muskel 36.
Verknüpfung der Muskeln u. Knochen 41.
Verkürzungsrückstand im Muskel 26.
Verlängertes Mark 128.
Verschlusslaute 79.
Verseifung der Fette im Darme 389.
Vertretung einer Bahn durch andere im Hirn 126.
Verwendung der Muskelarbeit 40.
Verzweigung der Blutgefässe 257.
Verzweigung d. sensibelen Nervenfaser 145.
Vierhügel, siehe Mittelhirn 129.
Virtuelles Bild 182.
Vitale Capacität 306.
Vocale 77.
Vordere Nervenwurzeln 114.
Vorderhörner des Rückenmarkes 120.
Vorderstranggrundbündel 118.
Vorhöfe, Bedeutung der 269.
Vorstellung 140.

Wackelgelenke 50.
Wärmeableitung von der Haut 409.
Wärmeäquivalent 415.
Wärmebildung beim Tetanus 37.
Wärmebildung im Muskel 34.
Wärmebildung in der Speicheldrüse 332.
Wärmedyspnoe 321.
Wärmeeinheit 405–406.
Wärmegefühl 145.
Wärme im Muskel als Maass d. chemischen Umsetzungen 35.
Wärmeregulierung 410.
Wärmereiz des Muskels 24.
Wärmereiz des Nerven 87.
Wärmestarre 24.
Wärme, thierische 405 ff.
Wasser 417, 418.
Wasser als Nahrungsstoff 373.
Wasserausscheidung durch d. Haut 315.
Wasserausscheidung durch d. Lungen 313.
Wasserstoff 344, 417, 418.
Wässrige Feuchtigkeit des Auges 179.
Weber's Gesetz 147.
Weiblicher Keimstoff 371.
Weiblicher Vorkern 455.
Weiche Consonanten 82.
Weinen 358.
Weissempfindung 213.
Weisse Substanz des Rückenmarkes 117.
Wendungswinkel des Blickes 226.

Willkürliche Athmung 322.
Willkürliche Bewegung 8, 11.
Willkürliche Muskelzusammenziehung 21.
Wirbelkörper, Blutbildung in den 243.
Wirbelsymphysen 42.
Wismuthprobe 424.
Wolff'scher Gang 458.
Wolff'scher Körper 476.
Wolfsrachen 468.
Wollen 113.
Wollhaar 482.
Wurzeln der peripherischen Nerven 114.

Xanthin 438.
Xanthinkörper 438.
Xanthoproteïnreaktion 446, 449.

Zahnentwickelung 468.
Zapfen der Netzhaut 210, 221.
Zarte Stränge des Rückenmarkes 119.
Zelle 4.
Zellstoff in den Nahrungsmitteln 375.
Zerlegung der Schwingungen 171.
Zerstreuungskreis (optisch) 187.
Zitterlaute 79.
Zonula Zinnii 200.
Zotten des Darmes 394.
Züchtung 3, — des Geschmackes 377.
Zuckerbildende Fermente 453.
Zucker im Blute 246.
Zuckerstich 343.
Zuckung des Muskels 24 u. ff. — secundäre 107.
Zuckungsgesetz 88, — Erklärung desselben 91.
Zuckungsmaximum 27.
Zungenpfeife 71.
Zungenwerke (tonerzeugend) 69.
Zusammensetzung der Galle 347.
Zusammensetzung des Blutes 247.
Zusammensetzung der Momente 56.
Zweiäugiges Sehen 231.
Zwerchfell 299.
Zwischenknorpel in Gelenken 50.

BAYERISCHE STAATS-BIBLIOTHEK MÜNCHEN

Druck von Gressner & Schramm, Leipzig.

Bayerische StaatsBibliothek
Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Fick, Adolf,

Compendium der Physiologie des Menschen nebst einer Darstellung der Entwicklungsgeschichte von Oskar Schultze

Wien 1891

Anat. 521 r
urn:nbn:de:bvb:12-bsb11550456-1